

Artbildende Prozesse
im Rahmen der Domestikation
bei Haushühnern

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

vorgelegt von

Inga Tiemann

aus Düsseldorf

Oktober 2006

Aus der Arbeitsgruppe Verhalten & Gehirn, C. & O. Vogt Institut für Hirnforschung
der Heinrich-Heine Universität Düsseldorf

Gedruckt mit der Genehmigung der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

Referent: Prof. Dr. Gerd Rehkämper

Koreferent: Prof. Dr. Hartmut Greven

Tag der mündlichen Prüfung: 30.11.2006

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis.....	1
1 Einleitung.....	4
1.1 Domestikation.....	4
1.1.1 Definition und Folgen der Domestikation.....	4
1.1.2 Domestikationsgeschichte des Haushuhns.....	6
1.1.3 Zuchtgrundlagen und Taxonomie.....	10
1.2 Prägung.....	11
1.2.1 Prägung.....	12
1.2.2 Prädispositionen der Prägungspräferenz.....	13
1.2.3 Biologische Relevanz.....	13
1.3 Sozialverhalten.....	14
1.3.1 Sozialstruktur.....	14
1.3.2 Soziale Wahrnehmung.....	16
1.3.3 Implikationen der Sozialordnung.....	17
1.4 Sexualverhalten.....	18
1.4.1 Sexualverhalten des Haushuhns.....	18
1.4.2 Sexuelle Selektion.....	21
1.4.3 Partnerwahl durch das weibliche Geschlecht.....	21
1.5 Artbildung.....	24
1.5.1 Artbegriff.....	24
1.5.2 Selektionsmechanismen.....	26
1.5.3 Isolationsmechanismen.....	27
1.6 Fragestellung.....	29
2 Methodik.....	32
2.1 Experimentaltiere.....	32
2.1.1 Holländer Haubenhühner.....	33
2.1.2 Leghorn.....	34
2.1.3 Goldfarbige Italiener.....	36
2.2 Haltung.....	37
2.3 Experimentelles Jahr.....	39
2.4 Arena.....	41
2.5 Experiment zur Prägungspräferenz.....	42

2.5.1	Exkurs ‚Prädisposition‘	44
2.5.2	Auswertung	44
2.5.3	Statistik.....	46
2.6	Experiment zur sozialen Präferenz.....	46
2.6.1	Lohmann Selected Leghorn Classic	47
2.6.2	Lohmann Brown Classic und goldfarbige Italiener	48
2.6.3	Auswertung	48
2.6.4	Statistik.....	50
2.7	Experiment zur sexuellen Präferenz.....	50
2.7.1	Auswertung	52
2.7.2	Statistik.....	52
2.8	Zuchtgruppen	53
2.8.1	Lohmann Selected Leghorn Classic.....	53
2.8.2	Lohmann Brown Classic	54
2.8.3	Goldfarbige Italiener	54
2.8.4	Auswertung	55
2.8.5	Statistik.....	55
3	Ergebnisse	56
3.1	Experiment zur Prägungspräferenz	56
3.1.1	Exkurs zur Prädisposition der Prägungspräferenz	56
3.1.2	Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn Classic	58
3.1.3	Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Classic.....	59
3.1.4	Holländer Haubenhühner und goldfarbige Italiener.....	61
3.1.5	Aufenthaltsdauer in der Startfläche.....	63
3.2	Experiment zur sozialen Präferenz.....	64
3.2.1	Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn Classic	64
3.2.2	Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Leghorn.....	65
3.2.3	Holländer Haubenhühner und goldfarbige Italiener.....	68
3.3	Experiment zur sexuellen Präferenz.....	71
3.3.1	Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn Classic	71
3.3.2	Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Classic.....	73
3.3.3	Holländer Haubenhühner und goldfarbige Italiener.....	76
3.4	Befruchtungs- und Schlupfraten der Zuchtgruppen	78
3.4.1	Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn Classic	78

3.4.2	Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Classic.....	79
3.4.3	Holländer Haubenhühner und goldfarbige Italiener.....	81
4	Diskussion.....	83
4.1	Prägung.....	83
4.1.1	Prägungspräferenz.....	83
4.1.2	Prädisposition der Prägungspräferenz.....	86
4.1.3	Hirnanatomie und Verhalten bei Holländer Haubenhühnern.....	87
4.2	Sozialpräferenzen.....	88
4.2.1	Interindividuale Abstände.....	88
4.2.2	Individualerkennung.....	91
4.2.3	Verhältnisse der Rassen zueinander.....	92
4.3	Sexualpräferenzen.....	94
4.3.1	Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn Classic.....	95
4.3.2	Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Classic.....	96
4.3.3	Holländer Haubenhühner und goldfarbige Italiener.....	98
4.3.4	Reproduktive Isolation.....	99
4.3.5	Sexuelle Präferenzen.....	101
4.4	Zuchtgruppen.....	105
4.4.1	Befruchtungs- und Schlupfquoten.....	105
4.4.2	Reproduktive Isolation.....	107
4.4.3	(verborgene) Partnerwahl durch Weibchen.....	111
4.5	Synopsis.....	113
4.5.1	Anthropogene Nische.....	113
4.5.2	Artbildung.....	114
4.5.3	Superspezies.....	115
5	Zusammenfassung.....	118
6	Abstract.....	119
7	Literaturverzeichnis.....	120
8	Eigene Veröffentlichungen.....	133
9	Danksagung.....	135
10	Lebenslauf.....	137

1 Einleitung

Für die vorliegende Untersuchung sind einige Stichworte von grundlegender Bedeutung, die sowohl eine theoretische Einbettung der Studie ‚Artbildende Prozesse im Rahmen der Domestikation bei Haushühnern‘ erlauben, wie auch den experimentellen Hintergrund darstellen. Diese Ausführungen arbeiten auf eine Fragestellung hin, die empirisch beantwortet werden soll. Das Verhalten domestizierter Hühnerrassen wird unter der Annahme von divergenten und gleichermaßen evolutionär bedeutsamen Entwicklungen beobachtet.

1.1 Domestikation

Die Entwicklung der Lebewesen hat Darwin (1859; 1868) in seinen Werken erklärend beschrieben und auf diese Weise die heutige Gedankenwelt der Biologie maßgeblich geprägt. Seine Idee der Stammesgeschichte basiert auf der Untersuchung von Haustieren und vor allem an Rassegeflügel. Dabei betrachtete er die Domestikation als ein Modellfall der Evolution (Mayr, 2002). Sossinka griff diesen Gedanken auf und beschreibt die Domestikation wie folgt: „Domestication is the most extensive biological experiment ever undertaken by man....It still continues.” (Sossinka, 1982, S.373). Obwohl er evolutionäre Prozesse im Hausstand beobachtete und im Sinne seiner Theorie der ‚Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl‘ (Darwin, 1859) nutzte, übertrug Darwin diese Gedanken nicht direkt auf Haustiere. Dass auch unter der Federführung des Menschen, d.h. unter künstlicher Selektion, Arten entstehen können, ist bis heute ein Diskussionspunkt geblieben (Wei et al., 2005).

1.1.1 Definition und Folgen der Domestikation

Domestikation ist ein Prozess, bei dem eine Population von Tieren an den Menschen und seine anthropogene Umwelt adaptiert. Price (1984, 2002a) definiert Domestikation wie folgt: ‚...domestication is defined as that process by which a population of animals becomes adapted to man and the captive environment by some combination of genetic changes occurring over generations and environmentally induced developmental events reoccurring during each generation.‘ (Price, 1984, S.3). Dabei ist Domestikation mehr als Zähmung (Boice, 1973). Sie ist zielgerichtet und hat wesentliche Effekte auf die

Fruchtbarkeit, die Variabilität und auf das Verhalten der Spezies. Eine gesteigerte Lernfähigkeit ist als eine Anpassung an eine durch den Menschen geschaffene Nische zu verstehen. Auf diesem Hintergrund wurde eine Anpassungshypothese der Domestikation vorgeschlagen (Rehkämper et al., 2000/2001), die an die Stelle einer Degenerationshypothese (Herre & Röhrs, 1990; Hemmer, 1990) treten kann. Letztere beruht vor allem auf allometrischen Betrachtungen zur Hirnreduktion. Rehkämper et al. (1995, 2006) verweisen auf die evolutionäre Plastizität des Gehirns, die eine Differenzierung spezieller Hirnareale in Form einer Volumenzunahme oder -reduktion in Anpassung an eine ökologische Nische zulässt. Boice (1973) verneint ebenfalls die Aussage, dass Domestikation ausschließlich degenerativ sei und sieht viele Verhaltensweisen (z.B. Aggressivität in großen Herden) aufgrund eines höheren Schwellenwertes als verringert an. Auch Price (2002a) betrachtet die Domestikation als einen Prozess der Anpassung an eine Umwelt, die maßgeblich durch den Menschen und die Gefangenschaft der Tiere geprägt ist. Als Adaptation auf Seiten der Tiere ist die Änderung des Phänotyps zu verstehen, die auf genetischen Veränderungen über Generationen hinweg basiert. Zusammen mit den Erfahrungen des Individuums im Laufe seines Lebens, die durch Umweltstimulationen beeinflusst werden, sieht er, wie auch Darwin, Domestikation als einen aktiven evolutionären Prozess und gleichsam als Entwicklungsphänomen (Price & King, 1968).

Phänotypische Anpassungen an die Umwelt im Hausstand basieren auf den gleichen evolutionären Prozessen, die den wild- (hier frei-) lebenden Populationen ermöglichen, sich an Änderungen in ihrer Umwelt anzupassen (Price, 2002a). Der einzige Unterschied besteht in der künstlichen Selektion bei Haustieren im Vergleich zur natürlichen Selektion bei Wildtieren. Die natürliche Selektion ist auf die maximale *fitness*, gemessen an der Zahl der Nachkommen, ausgerichtet (Haldane, 1966; Thoday, 1953). Eine direkte Vorauswahl der Paarungspartner ist für den Beobachter kaum zu erkennen. Im Vergleich dazu werden bei der künstlichen Selektion die Paarungspartner vom Menschen zielgerichtet selektiert und verpaart. Die künstliche Selektion schaltet jedoch die natürliche nicht aus. Diese zielt letztlich auch im Hausstand auf eine möglichst hohe *fitness*, d.h. eine hohe Nachkommenanzahl. Auch wenn sich die natürliche und die künstliche Selektion zeitweise gegenüberstehen, so sind unter Domestikationsbedingungen immer beide aktiv. Nach Spurway (1955) wirken natürliche und künstliche Selektion beide auf die *fitness* des Individuums, da beide auf die Anzahl der Nachkommen Einfluss haben. Nach Boice (1973) verlangt die

Domestikation nach einer *fitness*, die morphologische und ethologische Adaptationen beinhaltet.

Individuelle Modifikationen lassen sich nach Sossinka (1982) während der Ontogenese in Form von Lernvorgängen finden. Zusätzlich favorisiert die Interaktion mit der Umwelt rassespezifische genetische Veränderungen (z.B. Territorialität, Balzverhalten) mit sich. Diese generelle Verhaltensplastizität ist bei fast allen Haustieren zu finden. Nach Kruijt (1964) führt erst das Zusammenspiel von Evolution und Ontogenie zu einer Adaptation, indem die evolutionäre Basis individuell während der Ontogenie des Individuums umgesetzt wird.

Die Rolle des Menschen, bzw. die ‚Künstlichkeit‘ muss im Sinne von Herre & Röhrs (1990) biologisch richtig bewertet werden. Eine ausführliche Sicht auf die Rolle des Menschen ist bei Hemmer (1990) zu finden. Hemmer sieht die Domestikation als (spezielle) Form der natürlichen Evolution, wenn die menschliche Spezies als Teil der Natur angesehen wird. Nach seiner Auffassung ist die Domestikation eine besondere Form der regressiven Evolution und kann neue Arten hervorbringen.

1.1.2 Domestikationsgeschichte des Haushuhns

Die Domestikation von Wildtieren begann vor etwa 12000 – 14000 Jahren mit der Annäherung von Mensch und Hund zum Ende des Pleistozän (Zeuner, 1963; Benecke, 1994). Mehrere Voraussetzungen für eine Domestikation werden von Sossinka (1982) auf Seiten der Wildtiere angenommen. Zu Beginn dieses Prozesses sollten die Wildtiere Selbstversorger und euryök sein, bzw. bleiben und eine Sozialordnung besitzen, mit den Aufbau einer individuenreiche Herde zulässt. Ebenso sind eine erfolgreiche Vermehrung im Hausstand und eine Zähmung der Tiere durch Prägung günstige Eigenschaften für den Beginn einer Domestikation. Diese Voraussetzungen sind auch bei der Art *Gallus gallus gallus*, dem roten Dschungelhuhn aus Cochinchina vorhanden, das meist als die einzige Stammart des Haushuhns angesehen wird (Crawford, 1990). Ein polyphyletischer Ursprung des Haushuhns wird zwar angedeutet (Stevens, 1991), die Ergebnisse von Kreuzungsexperimenten mit anderen *Gallus*-Arten sprechen jedoch vielmehr für einen monophyletischen Ursprung. Untersuchungen, die auf die genetische Verschiedenheit der Arten eingehen (Okada et al., 1984), zeigen, dass sich das Genom des Haushuhns auf das von *Gallus gallus* zurückführen lässt. Es ist jedoch nicht ganz auszuschließen, dass Gene anderer *Gallus*-Arten (z.B. *Gallus*

sonnerati) durch Hybridisierung in das Genom des Haushuhns integriert wurden. Es wird angenommen, dass aufgrund dessen Unterschiede in der genetischen Konstitution der mediterranen und japanischen Rassen entstanden sind (Okada et al., 1984).

Der früheste Domestikationsbeginn des Haushuhns *Gallus gallus* forma domestica wird in China um 5400 v. Chr. vermutet (Crawford, 1990). Wood-Gush (1958) zweifelt diesen frühen Beginn an und lokalisiert die Indusregion um 3200 v. Chr. als Stammland der heutigen Haushühner. Hühner, die zu den am weit verbreitetsten und intensivst genutzten Haustieren gehören, bleiben in beiden Fällen das älteste domestizierte Hausgeflügel.

Die gezielte Zucht verschiedener Haushuhnrasen ist seit der Römerzeit bekannt und bis heute intensiviert worden (Zeuner, 1963; Benecke, 1994). Wood-Gush (1958) greift sogar auf Schilderungen von Aristoteles (350 v. Chr.) und Columella (70 n. Chr.) zurück, bei denen auch Beschreibungen von Rassehühnern und angewandter Selektion zu finden sind. Zunächst diente das Huhn als kulturelles und religiöses Symbol. Darauf folgend wurden Rassen zum Hahnenkampf und zur Zierde (analog zum heutigen Rassegeflügel) vermehrt gezüchtet. Funde von Haubenhühnern in einem römisch-britischem Tempelkomplex in West Hill, Uley (Somerset, Großbritannien) und Magdalensberg im österreichischen Kärnten belegen diese Vermutungen zur Rassezucht (Brothwell, 1979). Der letztgenannte Fund wird auf die Zeit 400 n. Chr. datiert und ist zum einen der älteste Beweis für Rassegeflügel im allgemeinen und zum anderen spricht er gleichzeitig für das Alter der Rassengruppe ‚Haubenhühner‘ im speziellen.

Haubenhühner fanden auch bei Darwin (1868) unter dem Namen ‚Polnisches Huhn‘ Erwähnung (Abbildung 1). Aufgrund der Rassengeschichte (2.1.1) ist die dort beschriebene Rasse identisch mit dem Holländer Haubenhuhn heutiger Zeit.



Abbildung 1: Das Polnische Huhn in Darwins Werk ‚Das Variieren der Tiere und Pflanzen unter dem Zustande der Domestikation‘ (1868, S.255)

Das Gehirn der Haustiere ist unter den Aspekten der Degenerations- bzw. Adaptationshypothese von besonderem Interesse (siehe 1.1.1). In einer Clusteranalyse wurde die morphometrisch erfassbare Ähnlichkeit der Hirnzusammensetzung aus Untereinheiten bearbeitet (Rehkämper et al., 2003). Acht verschiedene Rassen des Haushuhns wurden berücksichtigt. Die Anordnung der Cluster gibt Auskunft über die Ähnlichkeiten in der Hirnmorphometrie zwischen den untersuchten Rassen. Alle größeren Cluster beinhalten Individuen verschiedener Rassenzugehörigkeit, nur das Cluster der Holländer Haubenhühner (*White Crested Polish chicken*; WCP) beinhaltet ausschließlich Individuen dieser Rasse. Zudem ist das WCP-Kluster das am stärksten separierte (Abbildung 2, siehe rote Linienführung).

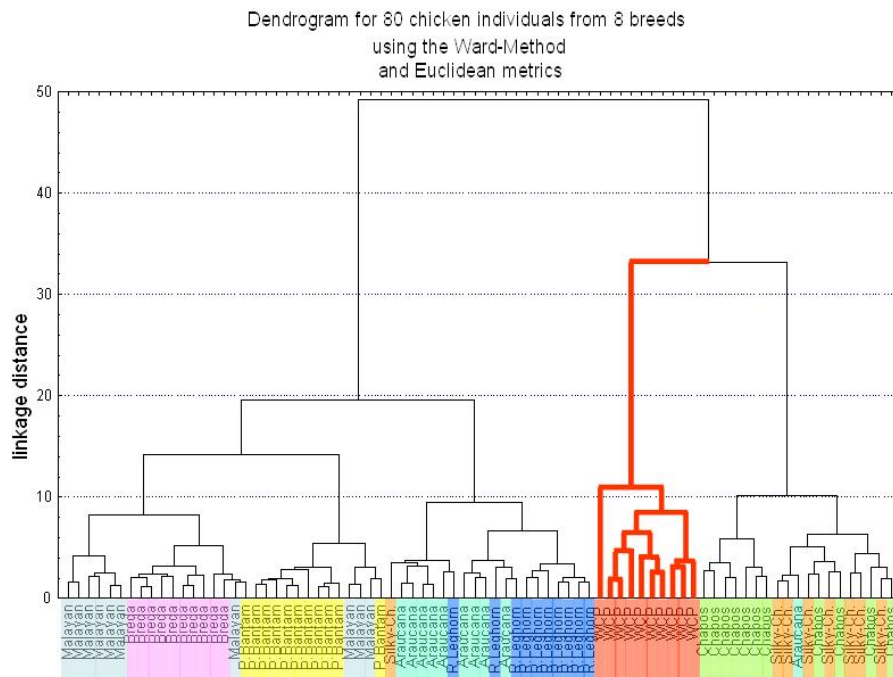


Abbildung 2: Klusteranalyse mit hirnmorphometrischen Daten aus acht verschiedenen Haushuhnrassen. (Rehkämper et al., 2003)

Unter der Annahme, dass das Verhalten eines Tieres mit den anatomischen Voraussetzungen des Gehirns korreliert, nehmen Holländer Haubenhühner eine besondere Stellung im Vergleich zu anderen Haushuhnrassen ein (Darwin, 1868). In Tegetmeier's *'The Poultry Book'* (1873) findet sich ein Zitat von Borelli aus dem Jahr 1656: ‚It is well kown, moreover, that this serious alteration of form in the brain exerts an influence on the intellectual jaculties of these fowls; they are almost always, though in various degrees, stupid, and, as it were, without intelligence.‘ (Tegetmeier, 1873, S. 209). Bei Darwin (1868) finden sich zusammenfassende Berichte über ‚den Intellect der polnischen Hühner‘ (S. 293), ohne eine grundsätzliche Aussage über das Verhalten der Holländer Haubenhühner zu machen. Untersuchungen zum Lernverhalten bei Holländer Haubenhühnern zeigen erneut die Sonderstellung dieser Rasse im Vergleich zu anderen Haushuhnrassen (Tiemann, 2003). Holländer Haubenhühner lernen eine Liniendiskrimination langsamer, wobei die Ursachen noch nicht vollkommen bekannt sind. Diese besondere Position der Holländer Haubenhühner in der Gruppe des Rassegeflügels wurde vermutlich durch ihre lange Züchtungsgeschichte begünstigt.

1.1.3 Zuchtgrundlagen und Taxonomie

Das Ziel bei der Zucht von Haustieren ist die Reinerbigkeit in den gewünschten Merkmale (Rehkämper et al., 2000/2001). Damit ist Domestikation gleichzeitig ein populationsgenetisches Phänomen (Benecke, 1994) und mit Änderungen im Genpool verbunden (Price, 2002a). Nach Herre & Röhrs (1990) kommt es als Folge der menschlichen Tierzucht zur Verschiebung von Allelfrequenzen. Somit wird Domestikation zumindest zu einer intraspezifischen Evolution (Frahm & Rehkämper, 1998). Die künstliche Selektion wird besonders dann sichtbar, wenn es um die Fortpflanzung der Haustiere geht, da der Mensch die Auswahl der Sexualpartner trifft (vergleiche 1.1.1).

Der Rassegeflügelzüchter setzt die Zuchtgruppen zusammen und orientiert sich in Bezug auf Selektionskriterien am Standard der Rasse. Dieses Ideal ist das erklärte Zuchtziel. Es wird in einem Rassegeflügelstandard definiert (Bund deutscher Rassegeflügelzüchter e.V., 1984). Verschiedene Selektionsmechanismen sind bekannt (Lamon & Slocum, 2003), um dieses Ziel zu verfolgen. Die Grundlagen der Mendelschen Vererbungslehre werden in der Rassegeflügelzucht genauso eingesetzt, wie populationsgenetische Mechanismen der Inzucht und Auszucht, der Linienkreuzung, etc. Während die Inzucht das genetische Ausgangsmaterial homogenisiert, vergrößert eine Auszucht die genetische Variabilität erneut. Durch das Kreuzen verschiedener Farbschläge oder Rassen entstehen neue Populationen, die in Abhängigkeit von der Zielsetzung des Züchters beispielsweise einer Rückkreuzung unterzogen werden können. Alle selektiven Mechanismen führen zu Verschiebungen der Allelfrequenz und sind damit unabdingbarer Bestandteil der Tierzucht und der Evolution gleichermaßen.

Die Geflügelzucht dient nach Dürigen (1921) gleichzeitig der Förderung und dem Ausbau der Arten- und Rassenkunde. Er hat eine eigene Nomenklatur für das Rassegeflügel angeführt. Demnach erhält die Großgruppe der Schopf-, Bart- und Haubenhühner den taxonomischen Namen *Gallus domesticus cristatus* und die Holländer Weißhauben die Erweiterung *hollandicus*. Die Taxonomie von Haustieren bzw. die Frage um einen Art- oder Unterartenstatus, wird von Price (2002a) diskutiert. Seiner Meinung nach sind die Voraussetzungen in den Gebieten Morphologie, Verhalten und Ökologie der Haustiere für einen Artstatus im Vergleich zu Stammform erfüllt, während die Ergebnisse von genetischen Untersuchungen noch weiteren Interpretationen bedürfen.

Auf den ersten Blick weisen extreme Rassen einer Haustierrart ähnliche Unterschiede auf, wie sie zwischen verwandten Arten im Naturzustand bestehen (Darwin, 1868; Herre & Röhrs, 1990). Dennoch bilden Haustiere, bzw. deren Rassen, nach Benecke (1994) mit der Wildform eine Art, da eine sexuelle Affinität vorhanden ist. Dies gilt auch, wenn Paarungen beispielsweise durch Größenunterschiede erschwert oder unmöglich sind. Auch Bohlken (1961) sieht Haustiere und deren Stammart als eine Art, da sie bei freiwilliger Gattenwahl eine Fortpflanzungsgemeinschaft bilden. Die räumliche Isolation der Rassen brachte eine ökologische Spezialisierung mit sich (Mayr, 1963; Spurway, 1955), die die wilde und die domestizierte Population in zwei Arten aufteilt. Beide Arten stehen in keinem Wettbewerb um ökologische Ressourcen, auch wenn sie sympatrisch vorkommen. Die Argumentation, Domestikation und Artbildung seien sich ähnlich, ist sowohl bei Darwin (1868) als auch bei Spurway (1955) zu finden. Wei et al. (2005) greifen die Diskussion des Problems um Evolution und Taxonomie im Hausstand erneut am Beispiel der Gerste auf. Abhängig vom favorisierten Artkonzept ist eine Artbildung auch im Hausstand denkbar. Zum Kriterium des Genpools kommen entsprechende Ähnlichkeiten in der Morphologie der von Wei et al. (2005) untersuchten Gerstepopulationen. Die zusätzliche ökologische und reproduktive Isolation der domestizierten und wilden Gerste spiegelt die Kennzeichen der Artbildung wieder. In kleinen Wildtier-Populationen können domestikationsähnliche Prozesse beobachtet werden, da auch dort hohe Inzuchtraten zu verringerter Heterozygotie und damit zu schnellen Veränderungen der Merkmale führen (Sossinka, 1982).

1.2 Prägung

Die Adaptation des Individuums an den Zustand der Domestikation wird durch Lernen, d.h. auch durch Prägung, erleichtert. Das Interesse an dem Phänomen der Prägung wurde maßgeblich durch Lorenz (1935) geweckt. Seine Untersuchungen und Überlegungen formten den Begriff der Prägung, der durch spätere Forscher im Detail ergänzt (siehe Bolhuis, 1999a), aber dennoch grundlegend erhalten geblieben ist. Der Prozess der Prägung wird heute in mehrere verhaltenrelevante Unterstufen eingeteilt. Das *filial imprinting* wird als Vorgang des assoziativen Lernens angesehen und führt zum Nachfolgeverhalten der Jungtiere in Bezug auf die Eltern, meist die Mutter, und die Geschwister. Die Prägung findet auf individuelle Merkmale des Prägungsstimulus statt

(Bolhuis, 1999b). Die Prädisposition steht diesem Lernvorgang voran und ist eine Präferenz auf der Basis der Wahrnehmung. Diese Präferenz lenkt die Prägung auf bestimmte Merkmale, die als Stimulus wirken. Das sind vor allem die Kopf- und Nackenregion, auf die das Jungtier geprägt wird. Prägung und Prädisposition interagieren und formen die sozialen Präferenzen des Kükens (Bolhuis, 1996).

Des Weiteren wird das *sexual imprinting* unterschieden, das im Laufe der Ontogenie stetig spezifiziert wird und dem Paarungsverhalten zugrunde liegt (siehe 4.3.5).

1.2.1 Prägung

Das Prägungsverhalten wird hauptsächlich an Nestflüchtern, meist Haushühnern, erforscht. Die Grundlage für eine erfolgreiche Prägung auf einen Stimulus ist seine Repräsentation, bzw. dessen Speicherung. Prägung ist ein Prozess, durch den das soziale Verhalten des jungen Tieres auf ein bestimmtes Objekt oder eine Objektklasse, als Folge einer Zurschaustellung desselben, begrenzt wird (Bolhuis & Hogan, 1999). Entsprechend ist die Prägung ein Vorgang des assoziativen Lernens, bei dem eine Präferenz für ein Individuum erworben wird. Die biologische Relevanz der Nachfolgereaktion der Küken ist vergleichbar mit der Brutpflege von Nesthockern, da bei beiden die Aufzucht der Jungen durch die Eltern im Vordergrund steht. Die Nachfolgereaktion ist in den ersten drei Tagen auf eine Kombination mehrerer Auslösesignale ausgerichtet, danach entwickelt sich eine engere Bindung an die Geschwister. Engelmann (1984) hat Küken und Glucken nach der ersten Prägungsphase ausgetauscht und dann stärkere Auswirkungen beobachtet, wenn der Austausch der Hennen nicht innerhalb eines Farbschlages oder einer Rasse geschah.

Viele Untersuchungen basieren auf dem Annäherungsverhalten eines Kükens an den Prägungsstimulus. Bewegung potenziert die Attraktivität des Prägungsobjektes (ten Cate, 1989) genauso, wie die gleichzeitige Präsentation von arteigenen Lauten (Bolhuis & Hogan, 1999). Die zeitlichen Verhältnisse der Prägung hat Wood-Gush (1989) untersucht. Er beobachtete eine stabile Prägung noch nach zehn Tagen, nachdem er die 36 Stunden alten Küken einmalig für 30 Minuten dem Prägungsstimulus ausgesetzt hatte.

Die Repräsentation des Stimulus entspricht dem Individuum, auf das das Jungtier geprägt wurde. Diese Repräsentation wird im Verlauf der Ontogenese generalisiert. Die Spezifizierung findet auf der Ebene der Neuronen statt, indem einige hochselektiv auf den Prägungsstimulus reagieren, während andere bestimmte Merkmale in Sinne einer Generalisierung antworten (Bolhuis & Hogan, 1999).

1.2.2 *Prädispositionen der Prägungspräferenz*

Der Begriff der Prädisposition geht auf Untersuchungen von Johnson & Horn (1988) zurück. Prädispositionen sind perzeptive Präferenzen, die ohne Erfahrung nach einer unspezifischen Stimulation des Kükens beobachtet werden können. Das Erscheinen der Präferenzen ist genetisch determiniert. Diese Präferenzen führen zu einer Annäherung an Stimuli, im Prozess der Prägung, die Artgenossen gleichen. Die Stimulation ist von einer sensitiven Periode abhängig und muss nicht visuell erfolgen. Die Prädisposition wird als eine (neu) aufkommende Präferenz fünf Stunden nach der Stimulation erkennbar und interagiert mit der nachfolgenden Prägung. Die sensitive Periode wird mit der erstellten Repräsentation des Prägungsstimulus beendet. Obwohl Kampen (1996) explizit kein Zeitfenster für die sensitive Periode formuliert, so geht aus anderen Arbeiten zum Thema Prägung hervor, dass es sich auf ein Lernereignis im frühen Jungendalter bezieht (Bolhuis & Hogan, 1999).

Die Präferenzen, die aus den Prädispositionen entstehen, sind nicht art- oder klassenspezifisch (Johnson & Horn, 1988), sondern vielmehr auf die Kopf- und Nackenregion, inklusive der Augen von Lebewesen ausgerichtet. Dadurch lassen sich Untersuchungsergebnisse erklären, die Präferenzen der Küken auf eine ausgestopfte Bankiva-Henne, eine Ente und einen Iltis gegenüber einer Box erklären. Vallortigara et al. (2005) zeigten eine spontane Präferenz, d.h. eine Prädisposition für biologische Bewegungsmuster bei Küken. Im Vergleich zu den Untersuchungen zur Prägung waren auch diese nicht artspezifisch, sondern bezogen sich auf Bewegungsmuster verschiedenster Vertebraten. Sie betitelten Prädispositionen als Orientierungsmechanismen im Gehirn für weitere Lernvorgänge, d.h. die richten die Prägung auf ‚sinnvolle‘ Objekte aus.

1.2.3 *Biologische Relevanz*

Die geschilderten Untersuchungen zur Prägung und Prädisposition lassen teilweise die natürlichen Abläufe mit einer Glucke außer Acht. Workman et al. (2000) setzten diese Ergebnisse in einen biologischen Kontext, indem sie zunächst die natürlichen Abläufe der Aufzucht beobachteten. Abhängig von der Brutgröße findet die erste visuelle Erfahrung am zweiten, bzw. dritten Tage nach dem Schlupf der Küken statt, obwohl die experimentell festgestellte sensitive Periode zu diesem Zeitpunkt bereits abgeschlossen sein soll. Der Kopf der Henne in seiner Bewegung und die Glucklaute sind dabei die

dominanten, multisensorischen Merkmale für die Küken, auf die auch die Nachfolgereaktionen ausgerichtet sind. Ein Erkennen der Geschwister wird in der Experimentalsituation auf den dritten Tag terminiert, während es in der Naturbrut erst am fünften Tag zu direkten Interaktionen der Küken kommt. Unbestritten bleibt, dass Prädispositionen (Johnson et al., 1989), die am dritten Lebenstag vorliegen, die Küken auf den ersten Kontakt zum Prägungsstimulus ‚Henne‘ vorbereiten.

Das Zusammenspiel von Prädisposition und Prägung reicht von einer gegenseitigen bis zur komplementären Potenzierung. Der genetisch prädisponierte Anteil dieser Präferenzen wird sichtbar, wenn es beispielsweise um die notwendige Dauer der Exposition des Prägungsstimulus geht. Während eine Prägungsdauer von über einer Stunde für artifizielle Objekte notwendig ist, wird weniger Zeit bei natürlichen oder multisensorischen Stimuli für die gleichen Effekte benötigt (Bolhuis & Hogan, 1999).

1.3 Sozialverhalten

Das Sozialverhalten der Haushühner ist durch zwei große Studien untersucht worden (Schjelderup-Ebbe, 1922; Wood-Gush, 1989). Diese Beobachtungen waren hauptsächlich auf das Sozialverhalten der Hennen ausgerichtet, das sich durch eine markante Hackordnung auszeichnet. Die der Hackordnung zugrunde liegenden Fähigkeiten der individuellen Erkennung sind bis heute Teil der Forschung (Bradshaw & Dawkins, 1993). Zu Beginn der kommerziellen Hühnerzucht mit Populationen von weit über 1000 Tieren wurde die Erforschung des Hühnerverhaltens verstärkt (siehe Keeling, 1994). Heute dient das Huhn als Modell eines polygynen Sozialverbandes mit einer ausgeprägten Sozialhierarchie (Mench & Keeling, 2001). Im Folgenden wird dieses Sozialverhalten, vorwiegend das der Hennen, erläutert.

1.3.1 Sozialstruktur

Das Sozialverhalten im allgemeinen bezieht sich auf interindividuelle Beziehungen, die die Voraussagbarkeit von zukünftigen Begegnungen ermöglichen (Siegel, 1976). Auf diese Weise können die Kosten für das Individuum, die mit Kontakten verbunden sind, minimiert und die Weitergabe genetischen Materials reguliert werden. Soziales Verhalten bei Hühnern ist bereits vor dem Schlupf durch die Kommunikation mit Pieplauten nachweisbar (Taylor & Sulckin, 1964).

Beobachtungen zum Sozialverhalten von Hühnern beinhalten meist den Vergleich der domestizierten Form zum Bankivahuhn *Gallus gallus gallus*. Ursprüngliche Populationen sind aufgrund zahlreicher Hybridisierungen mit Haushühnern nur schwer zu finden, so dass viele Beobachtungen an den noch heute ‚frei‘ lebenden Bankivahühnern im Zoo von San Diego durchgeführt wurden (Mench & Keeling, 2001). Banks (1956) zeigte jedoch, dass das Sozialverhalten von ursprünglicher und domestizierter Form dieselben Grundzüge aufweist. Durch genetische Veränderungen lassen sich nur äußerst selten ganze Verhaltensmuster ändern, in der Regel werden durch Selektion die Auslöseschwellen und die Häufigkeiten beeinflusst (Siegel, 1976). Der polygame Hühnerverband umschließt einen Hahn und mehrere Hennen, die ein Territorium bewohnen. Die Hennen bilden eine intrasexuelle Sozialhierarchie aus, die auf dem dominanten und unterwürfigen Verhalten der Individuen beruht. Ist mehr als ein Hahn in der Gruppe sexuell aktiv, so wird eine weitere Hackordnung unter den Hähnen etabliert. Die Hackordnung ist meist linear, so dass die α -Henne alle anderen Hennen pickt und die ω -Henne von allen anderen Hennen gepickt wird, mit den entsprechenden Abstufungen zwischen diesen Außenpositionen. Es kommt zu einer asymmetrischen Verteilung der Pickschläge entlang dieser Rangordnung, d.h. das ‚mittlere‘ Tiere ein höheres Aggressionspotential gegenüber subdominanten zeigen, als die α -Henne. Die α -Henne besitzt Vorteile beim Futterzugang, bei der Benutzung von Nestern, Staubbad u.ä. und wird früher geschlechtsreif (Guhl & Ortman, 1953). Antipathie und Toleranz sind unabhängig von der Hackordnung ebenfalls zu finden (Wood-Gush, 1989) und stehen für individuelle Präferenzen (Mench & Keeling, 2001). Zudem ist die Stabilität einer Hackordnung abhängig von der Gruppengröße. Guhl (1953) verwies auf eine Hackordnung in einer 96 Tiere umfassenden Gruppe, ohne jedoch alle Beziehungen aufzeigen zu können. Die strenge Hierarchie einer ‚normalen‘ Hennengruppe, die aus acht bis zwölf Tieren besteht, löst sich auch mit der Größe des zur Verfügung stehenden Platzes auf, so dass sich lose Gruppen bilden (Wood-Gush, 1989).

Die Dominanzverhältnisse einer Sozialhierarchie stützen sich nicht allein auf das Aggressionspotential des Individuums, sondern lassen sich auch auf Variablen wie Gewicht, Alter, Rasse und Erfahrung zurückführen (Potter, 1949). Erste soziale Hierarchien werden zwischen der sechsten und zehnten Lebenswoche geformt. Das agonistische Verhalten zwischen Hennen, dass im Kampf um den sozialen Status mit

dem Tode enden kann, wird häufig durch Hähne unterbrochen und / oder eingeschränkt (Mench & Keeling, 2001).

1.3.2 Soziale Wahrnehmung

Die Voraussetzung der Hackordnung ist eine individuelle Erkennung und die Erinnerung an vorangegangene Auseinandersetzungen, bzw. deren Ausgang. Die Erkennung der Individuen, genannt *social recognition*, findet hauptsächlich visuell und auditiv statt (Wood-Gush, 1989). Dabei spielen Merkmale im Kopf- und angrenzendem Nackenbereich eine besondere Rolle (Guhl & Ortman, 1953; Candland, 1969), wie z.B. der Kamm und dessen Farbe. Diese Merkmale geben dem Individuum Hinweise, die es zur individuellen Diskrimination im Rahmen der sozialen Rangordnung nutzen kann. Mit Veränderungen, vor allem des Kamms, geht das individuelle Erkennen verloren. Dieser Verlust provoziert ein aggressives Verhalten der anderen Hennen und ein sozialer Status muss erneut erkämpft werden. Auch Veränderungen des Nackengefieders können zu einem ‚Nicht-Erkennen‘ durch Gruppenmitglieder führen (Guhl & Ortman, 1953). Diskriminationen von Merkmalskombinationen sind für Hennen leichter zu bewerkstelligen, als einzeln dargebotene (Candland, 1969). Siegel (1976) konnte positive Korrelationen zwischen Kammgröße und Sozialstatus nachweisen. Generell lässt die Kammgröße Aussagen über den Androgen-Spiegel zu und verweist damit auf das individuelle Aggressionspotential des Tieres. In diesem Zusammenhang ist es bemerkenswert, dass sich in kommerziell genutzten Legehennenlinien schneller Dominanzen zeigen, als in Broilerlinien. Diese Unterschiede lassen sich mit der Zucht auf Legeleistung in Verbindung bringen, da Legehennen unter diesem Selektionsdruck nicht nur höhere Eizahlen, sondern auch höhere Aggressionspotentiale aufweisen. Die Orientierung an physischen Merkmalen, die im Zuge einer Generalisation die Einschätzung des Gegenübers erleichtern, wird vermutlich in großen kommerziellen Haltungen eine erhebliche Rolle spielen (Mench & Keeling, 2001). Es bleibt jedoch offen, ob die Einschätzung von anderen Individuen aufgrund des Merkmals ‚Kamm‘ vererbt oder durch Erfahrungen geprägt ist (Guhl & Ortman, 1953).

Im *y-maze* hat Bradshaw (1991) die Diskriminationsleistung von eigenen Gruppenmitgliedern bei Legehennen nachgewiesen. Auch die Unterscheidung von bekannten und unbekanntem Individuen konnte in einer Arena gezeigt werden (Bradshaw, 1992). Die Diskrimination von Fotos unbekannter Hennen in der

Skinnerbox kann durch das Angebot verschiedener Perspektiven erleichtert werden (Bradshaw & Dawkins, 1993). Der Erinnerungszeitraum für relevante Informationen der Sozialstruktur beträgt nach Wood-Gush (1989) und Schjelderup-Ebbe (1935) ca. zwei bis drei Wochen. Das Gedächtnis für einzelne Individuen ist von der Gruppengröße und der Dauer der bisherigen Bekanntheit abhängig (Guhl & Ortman, 1953).

1.3.3 Implikationen der Sozialordnung

Distanzen zwischen Individuen werden durch soziale Anziehungskraft, Aggression und Vermeidung bestimmt (Francois et al., 1999). Die individuelle Distanz ist durch ein Gleichgewicht zwischen Annäherung und Abwendung gegeben, abhängig vom sozialen Status und der Aktivität (Keeling, 1994; Lindberg & Nicol, 1996). Die Benutzung des zur Verfügung stehenden Raumes durch die Hennen ist abhängig von den Ressourcen, den Artgenossen und dem Predatordruck (Mench & Keeling, 2001). Hennen suchen zwar die Nähe zum dominanten Hahn, der Zusammenhalt der Gruppe wird jedoch durch die Beziehungen der Hennen untereinander determiniert. Insbesondere wirkt sich der Bekanntheitsgrad der Hennen auf die Individualabstände der Tiere aus (Lindberg & Nicol, 1996). Distanzen zu bekannten Hennen sind geringer als zu fremden. Individualdistanzen können auch züchterisch beeinflusst werden, wenn gleich nicht dauerhaft, wie Francois et al. (1999) bei Japanwachteln gezeigt haben. Das dafür verantwortliche *social reinstatement* Verhalten beeinflusst nach Vallortigara & Zanforlin (1988) maßgeblich das Verhalten von Hennen im *open field*. Als *social reinstatement* Verhalten werden alle Verhaltensweisen des Individuums zusammengefasst, die auf einen Kontakt oder die Nähe zu Artgenossen, meist nach einer räumlichen Trennung, hinarbeiten.

Keeling & Duncan (1991) haben das Abstandsverhalten einer gemischten Gruppe, bestehend aus einer Legehennen- und einer Zwerghuhn-Linie in einem großen Areal beobachtet. Es ergaben sich zwei getrennte Herden, die sich durch geringere Abstände zum nächsten Nachbarn und zu dem am weitesten entfernten Individuum auf Seiten der Zwerghühner auszeichneten.

Hennen können nur schwer zwischen Individuen anderer Rassen unterscheiden (Hale, 1956). Nur wenn viele Paarkontakte zustande kommen, kann ein entsprechendes Gedächtnis für einzelne Individuen aufgebaut werden. In der Regel wurden Erfahrungen mit einem Individuum einer Rasse auf die gesamte Individuengruppe dieser Rasse

übertragen (Potter, 1949; Potter & Allee, 1953). In Gruppen mit gemischten Rassen und einer Individuenanzahl von über 15 Tieren konnten keine gemeinsamen Dominanzbeziehungen gefunden werden, d.h. die Rassen etablierten eigene Hackordnungen und keine der Rassen dominierte vollständig die jeweils andere.

1.4 Sexualverhalten

Das Sexualverhalten als Teil des Sozialverhaltens bei Haushühnern wurde von Guhl et al. (1945) beschrieben. Diese Untersuchungen sind auch auf den Hintergrund der steigenden kommerziellen Produktion von Hausgeflügel, insbesondere von Hühnern zu sehen. Die Vermehrung der Tiere und die Maximierung des wirtschaftlichen Gewinns bei einer angepassten Haltung sind nur auf der Basis von objektiven Beobachtungen zu leisten. Weitere Studien zum Sexualverhalten (Cook & Siegel, 1974; Wright, 1978; Pizzari & Birkhead, 2000) stellen das Haushuhn als Model für die Forschung der sexuellen Selektion im Sinne Darwin (1859, 1868) dar. Zu dieser Form der Selektion tragen sowohl männliche als auch weibliche Tiere bei.

1.4.1 Sexualverhalten des Haushuhns

Haushühner besitzen eine polygame Familienstruktur, in der meist ein Hahn mit mehreren Hennen ein Territorium besetzt. Dieses Ideal bezieht sich auf die natürlichen Sozialstrukturen des Bankivahuhns, jedoch nicht auf die Gruppenorganisationen, die die wirtschaftliche Haltung fordert. Die Sozialordnung, die eine geschlechtsabhängige Hackordnung mit einbezieht, interagiert direkt mit dem Sexualverhalten der Individuen. Guhl et al. (1945) und Wood-Gush (1989) haben sehr ausführlich sexuelle Verhaltensweisen beschrieben und in einen größeren Kontext gestellt. Die Hähne zeigen mehrere Verhaltensweisen, die letztendlich eine Kopulation einleiten. Besonders auffällig ist die sogenannte *waltz*, die das Werben des Hahnes um die Henne zeigt, während dessen die Hähne mit den Flügeln klatschen (Guhl et al., 1945). Diese beiden Verhaltensweisen sind zudem von einem (Futter-)Lockruf des Hahnes begleitet, der zur Annäherung der Hennen führt. Ist die Henne paarungswillig, so antwortet sie auf das Balzverhalten des Hahnes mit der Einladung zur Kopulation, indem sie sich hinhouckt. Zur Kopulation steigt der Hahn auf die Henne und tritt abwechselnd mit dem linken

bzw. rechten Fuß auf dem Rücken der Henne, ein Verhalten das als ‚Treten‘ bezeichnet wird. Als Folge dessen stellt die Henne die Schwanzfedern auf, um die Kloake freizulegen. Der Hahn senkt den Schwanz mit der Kloakenregion daraufhin soweit herab, dass beide Kloaken aufeinander treffen und das Sperma übertragen werden kann. Dabei besteht eine positive Korrelation zwischen Einladungen durch die Henne, indem sie sich duckt, und dem Tretakt durch den Hahn (Guhl et al., 1945). Fisher & Hale (1957) konnten in diesem Zusammenhang zeigen, dass die Körperhaltung der Henne ausschlaggebend für die Verhaltensantwort des Hahnes ist. Weder die bloße Morphologie der Henne, noch die Bewegung, sind als Auslöser anzusehen, wenngleich beide Stimuli eine additive Wirkung besitzen.

Guiton (1966) beschrieb die innerartliche sexuelle Wahrnehmung bei braunen Leghorn mit, bzw. ohne sozialen Kontakt. Der Mechanismus der Verpaarung ist demnach angeboren, kann jedoch durch Erfahrungen verbessert werden. Die Kontinuität des Kontaktes und die Ähnlichkeit des Individuums zur eigenen Art beeinflussen den Transfer des sexuellen Verhaltens. Cook & Siegel (1974) haben zwei Linien des Haushuhns divergent für die Verpaarungshäufigkeit der Hähne selektiert. Durch Züchtung konnte die Anzahl der Paarungen gesteigert werden, d.h. der genetische Hintergrund kann durch Selektion beeinflusst werden. Diese genetische Basis bezieht sich auf einen Schwellenwert und nicht auf das komplexe Sexualverhalten *per se*.

Es existiert eine negative Korrelation zwischen Paarungshäufigkeit und Rangordnung auf Seiten der Hennen (Guhl et al., 1945). Je höher die Stellung der Henne, desto weniger Paarungen sind zu beobachten. Siegel (1968) vermutet, dass das notwendige Hinhocken der Henne einem subdominanten Verhalten ähnelt und deshalb ranghohe Hennen weniger bereit sind, diese Stellung einzunehmen. Hennen suchen aktiv die Nähe des dominanten Hahnes und paaren sich vorwiegend mit diesem (Graves et al., 1985). Ist keine Information über den Sozialstatus des Hahnes vorhanden, so orientieren sich die Hennen an der Größe des Kammes, der als physisches Merkmal die Qualität des Hahnes anzeigt. Die Größe des Kammes zeigt den Androgenspiegel und den damit verbundenen Vorteil in potentiellen Wettkämpfen an (Graves et al., 1985). Mit der Dominanz des Hahnes und der dadurch gesteigerten Paarungshäufigkeit ist eine größere Anzahl Nachkommen verbunden. Eine direkte Korrelation zwischen reproduktivem Erfolg und morphologischen Merkmalen konnten Bilcik & Estevez (2005) jedoch nicht nachweisen. Ebenso weisen sie zurück, dass eine hohe Paarungsfrequenz zu vielen Nachkommen führt, da die Spermienkonkurrenz der Paarung nachfolgt. Laut ihren

Untersuchungen ist die Anzahl der Nachkommen mit der Mobilität des Spermas positiv korreliert, und diese kann bei subdominanten Hähnen höher sein als bei dominanten. Hähne scheinen zeitweise Hennen zu vergewaltigen, d.h. ohne Balz zu treten. Diese Hähne werden laut Guhl et al. (1945) von den Hennen gemieden. Unabhängig von den Kopulationsraten ranghoher, bzw. rangniedriger Hähne und Hennen ist die Nachkommenzahl dominanter Tiere höher. Dies wird durch die Spermaspeicherung in den Hennen ermöglicht und lässt sich auf eine höhere Eiproduktion, und nicht auf eine höhere Kopulationsrate ranghoher Hennen zurückführen. Eine Kopulation reicht für die Befruchtung sämtlicher Eier im einem Zeitraum von 10 Tagen aus. Kopulationen sind jedoch täglich mehrfach, mit größerer Häufigkeit in der letzten Lichtstunde zu beobachten (Bilcik & Estevez, 2005). Unabhängig von den bisher erläuterten Zusammenhängen weist Rushen (1983/84) auf individuelle Vorlieben bei beiden Geschlechtern hin, die unabhängig vom sozialen Status sind. Unterschiede in der Paarungshäufigkeit gehen laut Warren & Kilpatrick (1929) eher auf die Henne als auf den Hahn zurück. Signifikante Bindungen von Hennen an bestimmte Hähne konnten Oden et al. (2004) nicht aufzeigen.

Das Sexualverhalten wird durch Androgene geregelt. Dabei ist es auffällig, dass eine Kastration zwar zu reduzierter Häufigkeit, aber nicht zum Erlöschen des Sexualverhaltens führt. Der Schwellenwert für einzelne Verhaltensweisen kann durch Veränderungen der Ovarien und Testes modifiziert werden (Domm & Davis, 1948). Unterschiede im Sexualverhalten, bzw. in den Schwellenwerten für spezifische Verhaltensmuster müssen nach Guhl (1951) nicht angeboren sein, sondern können auch durch Erfahrung beeinflusst werden. Er führt eine ‚relative‘ Sexualität an, da der dominanteste Hahn in dieser Studie zwar sexuell am aktivsten war, aber der subdominante jedoch die meisten Hockstellungen der Hennen veranlasste. Unterschiede in der Paarungshäufigkeit hängen nicht von einem allgemeinen Aktivitätslevel ab.

Guhl et al. (1945) spricht von einer psychischen Kastration rangniedriger Hähne durch den dominanten Hahn. Zudem unterbricht der dominante Hahn vorkommende Verpaarungen zwischen subdominanten Hähnen und Hennen. Dies geschieht teilweise auch dadurch, dass die Henne entsprechende Laute abgibt, die den dominanten Hahn auf das Geschehen hinweisen (Thornhill, 1988). Die Verpaarungen zwischen Hennen und subdominanten Hähnen sind zeitweise sogar durch die Hennen forciert, um Hähne zum Kampf und damit zur Überprüfung der Stärke zu verleiten. Die männliche Hackordnung ist wesentlich instabiler als die weibliche (Guhl et al., 1945).

1.4.2 Sexuelle Selektion

Darwin (1859) hat den Begriff der sexuellen Selektion in seiner Abhandlung zur natürlichen Selektion eingeführt. Die Basis der sexuellen Selektion ist die Anisogamie der männlichen und weiblichen Gameten (Parker et al., 1972; Andersson, 1994). Die Anisogamie führt zu einem intra- und intersexuellen Konflikt um das Investment in die nächste Generation (Krebs & Davies, 1996). Dies wird durch die Sichtweise Trivers (1985) erläutert, der das elterliche Investment als eine Ressource ansieht, um die es eine sexuelle Konkurrenz gibt. Der intrasexuelle Konflikt wird auf Seiten der Männchen, welche durch die Abgabe von Mikrogameten (Spermien) definiert sind, durch Wettkämpfe ausgetragen. Letztere können auch erst nach der Spermienabgabe durch Spermienkonkurrenz stattfinden. Der intersexuelle Konflikt gibt den Weibchen die Möglichkeit, durch *female choice* den Paarungspartner auszuwählen. Darwin (1859), Trivers (1985) und Andersson (1994) beschreiben diesen Vorgang nicht als Wahl, sondern als Attraktion des Weibchens für das Männchen und die damit gesteigerte Wahrscheinlichkeit, dass es zu einer Verpaarung kommt.

1.4.3 Partnerwahl durch das weibliche Geschlecht

Der Sexualdimorphismus der männlichen und weiblichen Bankivahühner lässt sich nach Borowicz & Graves (1986) auf *female mate choice*, die Partnerwahl durch das weibliche Geschlecht, zurückführen. Darauf basierend haben sie Präferenzen von domestizierten Hähnen und Hennen getestet. Diese Präferenz war auf domestizierte Tiere gerichtet, und nicht auf den Urtyp Bankivahuhn. Eine genetische Präferenz für die Morphologie des Bankivahuhns war entweder nicht vorhanden, oder durch Erfahrung überdeckt. Die Präferenz der Hennen für domestizierte Hähne lässt sich auch über das Merkmal ‚Kamm‘ erklären. Die Kammgröße ist ein Indikator für die Dominanz des Hahnes. Domestizierte Hähne haben weitaus größere Käme als das Bankivahuhn, so dass eine Präferenz für große Käme Rasseunterschiede überdecken könnte. Zu anderen Ergebnissen kam Shapiro (1977) im Vergleich von weißen und wildfarbigen Rouenenten. Die Enten zeigten eine Präferenz für die Wildfarbe im Sinne der Präferenz für den Urtyp monomorphischer, domestizierter Tiere.

Die sexuelle Prägung kann die Partnerwahl des Tieres grundlegend beeinflussen. Irwin & Price (1999) beschreiben die sexuelle Prägung als einen Vorgang, bei dem ein junger Vogel artspezifische Merkmale lernt und dadurch als adultes Tier einen arteigenen

Paarungspartner findet. Diese Prägung wird durch die Entwicklungsgeschichte des Individuums beeinflusst und entsprechend modifiziert.

Die Erbllichkeit der Merkmale ist ein zentrales Objekt des *female choice*-Konzeptes. Johnson et al. (1993) untersuchten die Ornamente der männlichen Bankivahühner in der Zoopopulation von San Diego. Die Merkmale, auf die die *female choice* der Hennen gerichtet war, besaßen bis auf Kamm und Kehllappen nur eine geringe Heritabilität. Zudem sind die Größe und die Farbe des Kammes konditionsabhängig. Diese Untersuchungen und Überlegungen stehen denen von Lande (1981) und Fisher (1930) gegenüber, die eine genetische Kovarianz von männlichen Merkmalen und weiblicher Präferenz annehmen. Sie stimmen jedoch mit den Untersuchungen von Zuk et al. (1990) überein, indem sie als Indikatoren für ‚gute Gene‘ dienen, die wiederum dem Individuum ermöglichen, umweltbedingtem Stress entgegenzustehen.

Female choice muss nicht sichtbar ablaufen, sondern kann in Form einer *cryptic female choice* auch erst nach der Übertragung des Spermas wirksam werden (Eberhard, 1996). Dabei gibt das Weibchen Sperma des Männchens wieder ab, das der letzte Paarungspartner war. Bei Hühnern konnte dies von Pizzari & Birkhead (2000) beobachtet werden. Ausführliche Beschreibungen hierzu sind bei Birkhead (1998) zu finden.

Bei Vögeln wird der Spermientransfer durch den Kloaken-Kontakt während der Kopulation ermöglicht. Der Venushügel (engl. *vaginal mound*), unter dem sich ventral der Eingang in die Vagina befindet, wird in die Kloakenöffnung vorgestreckt, so dass die Samenübergabe erfolgen kann. Sperma wird in den Hennen bis zu zehn Tage lang gespeichert (Guhl et al., 1945; Birkhead, 1998). Neues Sperma ersetzt dabei meist das bereits vorhandene im tubulären Spermien-speicherplatz (engl. *sperm storage tubulus*), die an der utero-vaginalen Kontaktzone (engl. *utero-vaginal junction*) liegt.

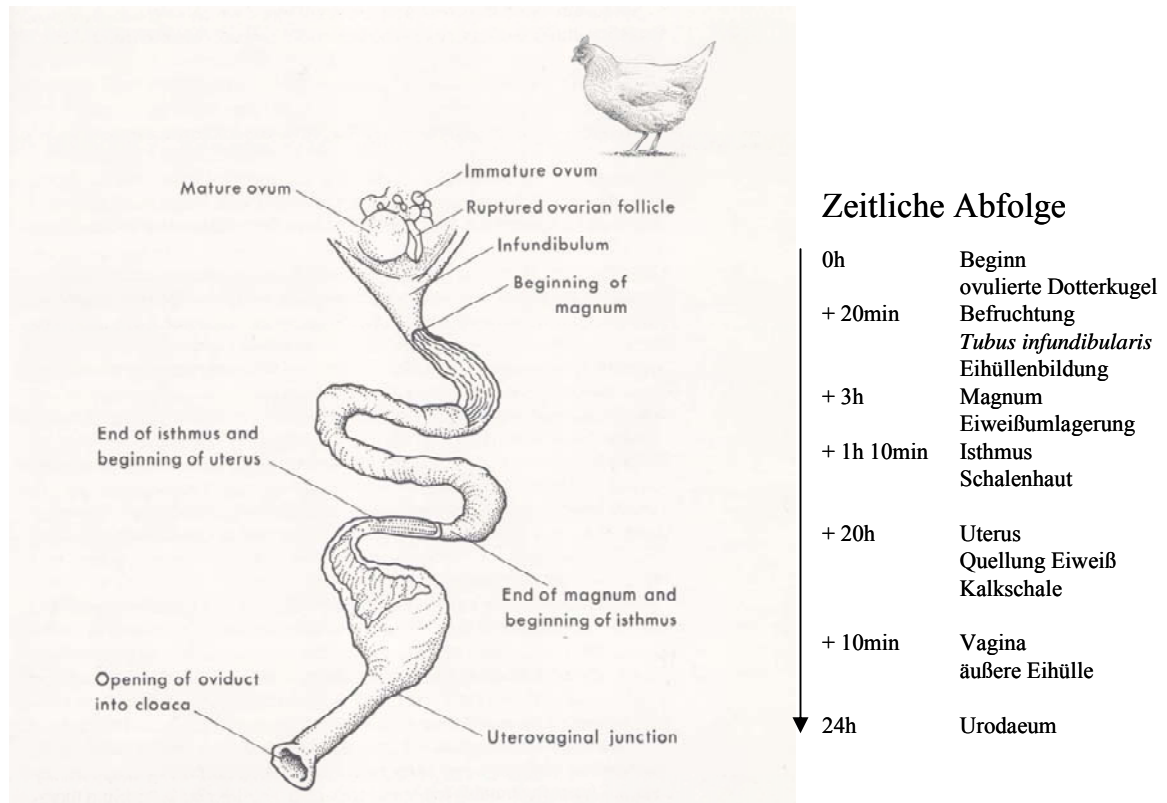


Abbildung 3: Schematische Darstellung der weiblichen Geschlechtsorgane (siehe Birkhead & Møller, 1992). Auf der rechten Seite ist schematisch der zeitliche Ablauf der Entwicklung des Hühnereis im Ovidukt angegeben (modifiziert nach Nickel et al., 2004)

Das Spermium des letzten Hahnes befruchtet 60% - 80% der Eier (Birkhead, 1998). Häufige Kopulationen sollen nach Guhl et al. (1945) die Schlupfrate steigern, da frisches Spermium zur Befruchtung verwendet wird. Gleichzeitig wird durch häufiges Kopulieren jedoch auch die abgegebene Spermienmenge gesteigert, die einen Vorteil bei der Spermienkonkurrenz darstellt (Birkhead, 1998). Letztendlich bestimmen nach Birkhead (1998) die Weibchen die Häufigkeit und den Erfolg der Kopulationen. Nur 2% der Spermien erreichen den Befruchtungs- (*Tubus infundibularis*), bzw. Speicherort (tubulärer Spermien-speicherplatz) und noch weniger sind notwendig, um die Eier zu befruchten. Weibchen können zudem andere Kontrollmechanismen anwenden. Sie bestimmen, ob überhaupt eine Kopulation stattfindet, ob es zum Kloakenkontakt kommt und ob ein Spermientransfer realisiert wird (Birkhead & Møller, 1992). Nach Pizzari & Birkhead (2000) benutzen Hennen bevorzugt das Spermium der präferierten Phänotypen, den dominanten Hähnen. Hennen sind in der Lage, das Ejakulat der subdominanten, nicht präferierten Hähne abzugeben und das Spermium der dominanten Hähne zu speichern.

1.5 Artbildung

Die Entstehung der Arten ist bei Darwin (1859) ausführlich beschrieben, ohne dass er hinreichend den Begriff der Art definiert hat. Artbildung ist ein Teil der Evolution, doch was ist eine Art? Das aktuelle Konzept des Begriffes ‚Art‘ geht maßgeblich auf Mayr (1963) zurück, der den biologischen Artbegriff prägte. Arten sind ‚Gruppen von wirklich oder potentiell sich fortpflanzenden natürlichen Populationen, die reproduktiv von anderen solchen Gruppen isoliert sind.‘ (Mayr, 1940, vergleiche Mayr, 1963). Seit dieser Definition arbeiten verschiedenste biologische Richtungen an der Anwendung und Weiterentwicklung des Artbegriffes (Sperlich, 1973; Lande, 1981; Maynard Smith, 1993; Bock, 2004).

1.5.1 Artbegriff

Während bei älteren Definitionen des Artbegriffes die morphologische Ähnlichkeit im Vordergrund stand, so sind es heute die biologischen Beziehungen der Individuen einer Art. Der typologische Artbegriff gab den Status einer Art durch den Grad der morphologischen Unterschiede an. Dieser Artbegriff wurde von einem biologischen Speziesbegriff abgelöst, der vorgab, dass zwischen zwei sympatrischen Arten eine auffallende Diskontinuität vorliegen müsse, ohne dass diese zwingend von morphologischer Natur ist. Hier wird das erste Mal eine Fortpflanzungslücke Definitionskriterium. Das Vorkommen von zwei oder mehr Populationen in demselben Gebiet wird als Sympatrie beschrieben, während im Gegensatz dazu Allopatrie Arten oder Populationen beschreibt, die unterschiedliche geographische Gebiete besetzten. (Mayr, 1963). Mayr (1963) formulierte den heute geltenden biologischen Artbegriff, nach dem eine Fortpflanzungsgemeinschaft durch einen potentiell unbegrenzten Genaustausch zwischen den Individuen gekennzeichnet ist. Die Definition einer Art von Mayr (1963) lebt von der reproduktiven Isolation der Gruppen. Diese Isolation hat Dobzhansky (1950) in eine genetische Isolation umformuliert und definierte eine Art als die größte und umfassendste Fortpflanzungsgemeinschaft von sexuellen und kreuzbefruchteten Individuen, die zu einem gemeinsamen Genpool gehören (siehe auch Maynard Smith (1989). Auch Selander (1982) beruft sich auf den gemeinsamen Genpool einer Art, über den Individuen in Verbindung stehen oder es potentiell könnten. Beide Kriterien, reproduktive Isolation und gemeinsamer Genpool, zu denen eine ökologische Isolation hinzu kommen kann, prägen die heutige biologische

Artdefinition (Bock, 2004). Gleichzeitig ist eine Art die kleinste monophyletische Gruppe (Eldredge & Cracraft, 1980). Sie zeichnet sich durch eine innerartlichen reproduktiven Zusammenhalt, d.h. einen vertikalen Genaustausch und eine zwischenartliche phylogenetische Abstammung, aus (Bock, 2004). Arten sind damit Einheiten der Evolution und spiegeln nach Mayr (1963) reproduktive Einheiten wieder. Im Gegensatz dazu beschreibt Selander (1982) lokale Populationen als wirkliche Einheiten, an denen Evolution ansetzt.

Das Loslösen von morphologischen Kriterien führte auch zur Etablierung der Möglichkeit einer polytypischen Art (Mayr, 1963; Sperlich, 1973; Bock, 2004). Unter einer polytypischen Art vereinen sich allopatrische Arten, die eine reale oder potentielle genetische Kontinuität besitzen, d.h. es kommt zu einer Unterbrechung in der Variation der phänotypischen Merkmale (Bock, 2004). Es kommt zur Ausbildung von Varietäten innerhalb einer Art, wobei der Begriff der Varietät heute durch den der geographischen Rasse, oder die Subspezies ersetzt wurde (Mayr, 1963; Bock, 2004). Unterarten sind ein Aggregat lokaler Populationen einer Art, die geographische Unterregionen bewohnen und taxonomisch von anderen Populationen der Art unterschieden werden. Sie sind genetisch und phänotypisch leicht different und besitzen bei morphologischen Unterschieden einen eigenen formalen Namen. Der Unterart wurde der Begriff des Ökotypus gleichgesetzt, der die genetisch stabile Anpassung an eine ökologische Nische beschreibt und bei Pflanzen angewandt wird. Auch die Definition der geographischen Rassen beinhaltet eine genetisch-physiologische Anpassung an die lokale Umwelt. Somit handelt es sich bei Rassen um unterschiedliche Genpools, die entweder eine kontinuierliche Genpoolveränderung entlang eines Umweltgradienten beinhalten oder lokal isolierte Populationen sind, die mit einer geringen Migration einhergehen (Sperlich, 1973).

Bei Haustieren wird meist der Begriffe ‚Rasse‘, als Äquivalent zur Unterart bei Wildtieren verwendet. „Rassen sind demnach von Menschen in sexueller Isolation gehaltene, verbreitete Untereinheiten der Haustiere einer Art, welche sich in mehreren Merkmalen und Erbinheiten voneinander stärker unterscheiden; sie werden nach subjektivem Ermessen abgegrenzt.“ (Herre & Röhrs, 1990, S.27). Demnach beinhaltet Domestikation keine transspezifische Evolution, sondern eine infraspezifische, da durch die Kriterien sexuelle Affinität und fertile Nachkommen eine freiwillige Fortpflanzungsgemeinschaft im Sinne einer Art gegeben ist. Innerhalb der Rassen lassen sich weitere Varietäten unterscheiden, die hier ‚Varianten‘ genannt werden.

Bestimmte Merkmale werden innerhalb einer Rasse durch limitierte Verpaarungen aufrechterhalten (Price, 2002b).

1.5.2 Selektionsmechanismen

Haldane (1966) arbeitete heraus, dass es zu Variationen innerhalb einer Art kommt. Diese Unterschiede sind evolutiver oder ontogenetischer Natur und spiegeln damit das *nature – nurture* – Problem wieder. Sperlich (1973) beschrieb die unterschiedlichen Selektionsformen auf dem Hintergrund der Populationsgenetik, die sich auf die Veränderung der relativen Häufigkeit koexistierender Allele in einer Population bezieht. Eine gerichtete Selektion kann positiv oder negativ wirken, indem sie die gesamte Gauss'sche Verteilungskurve des Genpools einer Population verschiebt. Die gerichtete Selektion lässt sich vor allem im Umfeld der Züchtung und damit der künstlichen Selektion wieder finden. Diese direktionale Selektion existiert auch im Rahmen der natürlichen Selektion (Maynard Smith, 1989; Rice, 2004).

Eine stabilisierende Selektion kappt die extremen Außenbereiche der Gauss'schen Normalverteilung. Die disruptive Selektion führt bei einer Zufallspaarung zu einer abgeflachten und breiteren Verteilung der Phänotypen. Bei einer sortengleichen Paarung wird die Normalverteilung in zwei Subtypen aufgespalten, von denen einer negativ und der andere positiv verschoben wird. Bei einer sortenungleichen Paarung kommt es hingegen nur zu einer Abflachung im Maximum der Häufigkeitsverteilung der Phänotypen. Der Begriff ‚Sorte‘ bezieht sich hierbei auf die Phänotypen, so dass sich bei einer sortengleichen Paarung ähnliche Phänotypen mit einander paaren. Bei dieser Form der disruptiven Selektion wird nach Sperlich (1973) die sexuelle Isolation mitselektiert, so dass es möglicherweise zu einer Artbildung kommt. Sie entspricht in ihren Grundzügen der Inzucht und erhöht die Homozygotenfrequenz ohne eine grundlegende Verschiebung der Allelfrequenzen zu verursachen. Das Gründer-Prinzip (Mayr, 1963) geht von einer schnellen Adaptation des Genpools an eine Nische aus, da die Gründer-Population nur einen Ausschnitt der ursprünglichen genetischen Variabilität besitzt. Nach Regan et al. (2003) erhöhen diese Populationskonstellationen das evolutionäre Potential der reproduktiven Isolation, indem letztere als Beiprodukt der genetische Reorganisation erscheinen. Experimentell konnten Regan et al. (2003) zeigen, dass es bei der Hausfliege auf diesem Wege nach 18 Generationen zu assortativen Verpaarungen kam.

Die natürliche Selektion wirkt nicht auf beide Geschlechter gleich (Trivers, 1985). Im männlichen Geschlecht fördert die Selektion die Anzahl der befruchteten Weibchen und die Langlebigkeit des Männchens, da sich dadurch im Zeithorizont die Anzahl der Befruchtungen steigern lässt. Die Weibchen werden für eine maximale Fruchtbarkeit selektiert und danach ebenfalls auf ein langes Überleben. Eine maximale Fruchtbarkeit kann auch den Umsatz von Ressourcen in Nachkommen bedeuten.

Zu unterscheiden bleibt theoretisch die natürliche von der künstlichen Selektion, wobei letztere sich durch bewusste, bzw. bekannte Selektionskriterien auszeichnet. Die sexuelle Selektion (siehe 1.4.2) wurde von Darwin (1859) als Teil der natürlichen Selektion angesehen, wird jedoch heute losgelöst sowohl von der natürlichen als auch der künstlichen Selektion beschrieben.

Die natürliche Selektion kann zur Mikroevolution innerhalb von Populationen führen (Stearns & Hoekstra, 2000), indem sie auf die genetische Variation innerhalb der Population antwortet. Unabhängig von der natürlichen Selektion bewirkt eine genetische Drift Veränderungen in den Genhäufigkeiten. Auf diese Weise stellt sich eine Diversifizierung von Populationen ohne adaptive Selektion ein. Dennoch ist die Variation innerhalb einer Art geringer als zwischen den Arten.

Der Züchter führt die künstliche Selektion auf der Grundlage seiner individuellen Vorstellung des Zuchtziels (Price, 2002b). Dabei unterstehen dieser bewussten Selektion nur einige Merkmale des Phänotyps, während auf andere eine abgeschwächte natürliche Selektion wirkt. Darwin (1859) vergleicht die künstliche Zucht mit *female choice* innerhalb der sexuellen Selektion. Die künstliche Selektion kann durch die Modifikation des Verhaltens die Isolation zweier Populationen rapide steigern (Maynard Smith, 1993). Ein solcher Vorgang kann die Evolution der reproduktiven Isolation aktivieren (Price, 2002b).

1.5.3 Isolationsmechanismen

Nach Wright (1940) geht einer Artbildung die Aufteilung der Population in sich nicht kreuzende Gruppen und eine Merkmalsdivergenz voraus. Gleichmaßen ist die Isolation eine Voraussetzung für die Divergenzentwicklung, mit der eine selektive Wirkung unterschiedlicher Umwelten und ein genetischer Zufallsdrift verbunden sind (Sperlich, 1973). Diese Divergenz ist mit einer Veränderung der Genfrequenzen verbunden, welche als Kriterium der Evolution anzusehen sind. Nach Sperlich (1973) führt die Allopatrie zur Divergenzentwicklung und die Sympatrie ist ein Ergebnis

derselben. Die sexuelle Isolation ist ein Nebenprodukt der Divergenzentwicklung. Sie ist jedoch nicht mit einer reproduktiven Isolation gleichzusetzen (Selander, 1982). Ob es sich bei allopatrischen Populationen auch um zwei distinkte Rassen handelt, bleibt als Frage offen (Maynard Smith, 1989; Edwards et al., 2005).

Mayr (1963) und andere Autoren haben spezifische Isolationsmechanismen beschrieben. Eine grundlegende Einteilung findet in prä- und postzygotische Mechanismen statt (McKinnon & Rundle, 2002). Vor allem die Ersteren stehen unter natürlicher Selektion, mit der Folge, dass eine Gametenverschwendung verhindert wird. Mayr (1963) sieht die geographische Isolation nicht als eigentliche Isolation an, sondern als Randbedingung der Artbildung. Er zählt die geographische Isolation nicht zu den biologischen Eigentümlichkeiten von Individuen, die die Kreuzung von tatsächlich oder potentiell sympatrischen Populationen verhindern.

Für den Hausstand kann eine der allopatrischen Verbreitung entsprechende (mikro)geographische Trennung der Rassen angenommen werden. Die Rassen werden getrennt voneinander gehalten oder zumindest in der Fortpflanzungsperiode separiert. Auf diese Weise versucht der Züchter einen maximalen Gewinn an reinrassigen Tieren zu erreichen, da entsprechend der Zuchtstandards Rassenkreuzungen nicht Ziel einer künstlichen Selektion sind.

Die ethologische Isolation führt zu einer Einschränkung der Zufallspaarung und damit zur reproduktiven Isolation (Mayr, 1963; Price & Bouvier, 2002). Sie ist nach Mayr (1963) die größte und wichtigste Klasse isolierender Mechanismen bei Tieren und ist eine Folgeerscheinung der geographischen Isolation. Paarungsschranken entstehen durch die Unvereinbarkeit des Verhaltens. Hierbei können visuelle, akustische und chemische Reize eine Rolle spielen. Unterschiede zwischen arteigenen Verhaltensweisen zweier verwandter Arten bestehen zumeist in der Quantität und nicht der Qualität der gezeigten Verhaltensweisen. Die Wahl von Paarungspartnern kann auf Merkmalen oder Verhaltenweisen beruhen, die durch natürliche Selektion als ökologische Anpassung entstanden sind (McKinnon & Rundle, 2002). Die ethologische Isolation von Populationen kann zur Artbildung führen (Maynard Smith, 1993).

Als das wesentliche Kriterium des Artstatus sieht Mayr (1963) das Zusammenleben von Arten an demselben Ort ohne deren Kreuzung an. Als charakteristische Arteigentümlichkeiten hebt er die Fortpflanzungsisolation, die ökologische Differenzierung und die morphologische Unterscheidbarkeit hervor. Aber nur

„Fortpflanzungsisolate“ sind wirkliche Arten. Die bisherigen Isolationsmechanismen wirken präzygotisch, d.h. sie setzen vor der Kopulation zweier Individuen an.

Eine Sterilität der Hybriden zweier Arten kann durch unterschiedlichste Faktoren verursacht sein. Bei der gametischen Mortalität kommt es zum Absterben der Spermien im Vaginaltrakt. Nach der Befruchtung können weitere postzygotische Isolationsmechanismen greifen. Das Absterben der Zygote ist, zeitlich gesehen, die erste Form der postzygotischen Isolation. Bastarde können ökologisch und ethologisch unterlegen sein und sich auf diese Weise nicht genetisch durchsetzen (Price & Bouvier, 2002). Es kann ebenfalls zu einer Bastardsterilität kommen, die teilweise erst in der F₂-Generation oder bei Rückkreuzungen entsteht. Im Sinne *Haldane's Gesetz* ist dabei das heterogametische Geschlecht eher betroffen, als das homogametische (Haldane, 1966; Price & Bouvier, 2002). Die Reduzierung der Fertilität oder der Lebensfähigkeit des Hybriden lässt sich in der Verstärkungshypothese (*reinforcement hypothesis*) zusammenfassen (Maynard Smith, 1989; McKinnon & Rundle, 2002). In dieser werden die Selektionsnachteile der Hybriden zur weiteren Isolation der Populationen genutzt. Die Zeit, die bis zum Verlust der Hybridenfertilität und deren Lebensfähigkeit führt, ist oft länger als bis zur Artbildung an sich (Price & Bouvier, 2002).

Kreuzungsfertilität im Umkehrschluss bedeutet jedoch nicht, dass es sich um eine Art handelt. Beispielsweise kommen in der Natur keine Hybriden zwischen der Stockente *Anas platyrhynchos* und der Spießente *Anas acuta* vor, während beide Arten zusammen in Gefangenschaft fertile Nachkommen haben. Hier findet ein natürliches Auseinanderhalten der Arten nicht durch eine Sterilitätsschranke, sondern durch andere Faktoren statt. Alle genannten Isolationsmechanismen interagieren in der Natur und unterstehen unterschiedlich starken Selektionsdrücken.

1.6 Fragestellung

Darwin (1868) hat die Evolution am Modell der Domestikation untersucht und vor allem das Hausgeflügel für seine Beschreibung der Selektion genutzt. Die Frage ist, ob im Umkehrschluss auch gilt, dass im Rahmen der Domestikation evolutive Prozesse ablaufen können. Price (2002a) hat zu dieser Problematik die Stellung bezogen, dass Domestikation auch Evolution sei.

Haustiere leben in der Nische ‚anthropogener Lebensraum‘ und sind an diese adaptiert (Bleed, 2006). Sperlich (1973) vergleicht in seinen populationsgenetischen Ausführungen die künstliche Selektion mit der gerichteten (natürlichen) Selektion. Seine Argumente und die Bleeds (2006) sollen die Diskrepanzen zwischen der anthropogenen Selektion und der natürlichen Artbildung abschwächen und auch im Hausstand artbildende, und damit evolutive Prozesse theoretisch zulassen.

Die künstliche Selektion orientiert sich an der Festlegung von Standards durch den Züchter, der gleichzeitig auch ausführendes Organ der Selektion ist. Nach Price (2002b) sind in den USA und Großbritannien 146 Hühnerrassen anerkannt, die in weit mehr verschiedenen Varianten, d.h. Farbschlägen zu finden sind. Diese Anzahl entspricht den bekannten Rassen in Deutschland. Domestizierte Rassen sind damit ein Modell der Populationsdivergenz. Haubenhühner sind in römischen Ausgrabungsstädten in Großbritannien gefunden worden (Brothwell, 1979), wodurch eine besonders lange Separierung von anderen Rassengruppen vorausgesetzt werden kann. Sie sind zudem in hirnmorphologischen und Verhaltensuntersuchungen im Vergleich zu anderen Haushuhnrassen auffällig gewesen (Frahm & Rehkämper, 1998; Rehkämper et al. 2003; Tiemann, 2003). Aufgrund dessen sind sie das zentrale Forschungsobjekt in der hier vorgestellten Studie zu artbildenden Prozessen im Rahmen der Domestikation bei Haushühnern.

Die Beobachtungen und Experimente dieser Studie beziehen sich auf grundlegende biologische Mechanismen, die in Bezug zu einer möglichen Artbildung gesehen werden können.

Die Prägung ist der erste verhaltensrelevante Mechanismus in der Ontogenie des Individuums. Zu der Prägung als assoziatives Lernen gesellt sich eine genetische Komponente, die der Prädisposition (Johnson & Horn, 1988). Die Spezifität dieser Mechanismen soll in einer *multi choice* Arena mit Eintagsküken untersucht werden.

Die bei Hühnern ausgeprägte Sozialstruktur erfordert Mechanismen zur individuellen Erkennung (Keeling & Duncan, 1991). Der Zusammenhalt einer Gruppe wird maßgeblich durch den Bekanntheitsgrad und die individuellen Präferenzen der Hennen bestimmt (Mench & Keeling, 2001). Interindividuale Abstände in einem *open field* sollen Aufschluss über soziale Präferenzen verschiedener Hühnerrassen geben.

Die reproduktive Isolation wird durch ein nicht zufälliges Verpaaren der Individuen erreicht, dem *assortative mating*. Die Wahl potentieller Geschlechtspartner geht verstärkt von dem Geschlecht aus, dass höhere Investitionen für die Fortpflanzung zu

tragen hat (Trivers, 1985). Es kommt zum Phänomen der *female choice*, der selektiven Wahl des Fortpflanzungspartners durch das weibliche Geschlecht. Lill & Wood-Gush (1965) konnten potentiell isolierende Verhaltensweisen und nicht-zufällige Verpaarungen bei Hühnern beobachten, jedoch ohne zwischen *nature* und *nurture* unterscheiden zu können. In einer *multi choice* Arena sollen geschlechtsreife Hennen hinsichtlich ihrer sexuellen Präferenzen beobachtet werden, die in einer gemischtrassigen Gruppe aufgewachsen sind.

Nach dem biologischen Artbegriff (Mayr, 1963) ist eine Art eine in sich geschlossene Fortpflanzungsgemeinschaft. Das sympatrische Vorkommen zweier Haushuhnrassen unterscheidet sich von der sonst vorherrschenden (mikro-)geographischen Isolierung, die mit einer allopatrischen Situation zu vergleichen ist. Sympatrie wird als ‚Testfall‘ für die reproduktive Isolierung von Rassen, bzw. Arten angesehen (Price, 1998). Holländer Haubenhühner werden mit einer Vergleichsrasse aufgezogen. Sind rassespezifische Verhaltensweisen sichtbar, so können diese auf eine initial genetische Disposition zurückgeführt werden.

Artbildende Prozesse im Rahmen der Domestikation bei Haushühnern werden für die Rasse Holländer Haubenhuhn angenommen. Mit Verhaltensbeobachtungen und – experimenten wird die Rassespezifität verschiedener sozialer Präferenzen überprüft und in den dargestellten theoretischen Hintergrund integriert.

2 Methodik

Die Studie umfasst den Zeitraum der Jahre 2003 bis 2005, wobei in jedem Jahr derselbe experimentelle Zyklus eingehalten und wiederholt wurde. Die beobachteten Hühnerrassen und die durchgeführten Experimente werden im Folgenden beschrieben.

2.1 *Experimentaltiere*

In jedem experimentellen Zyklus wurden Holländer Haubenhühner und eine Vergleichsrasse beobachtet. Im ersten Jahr (2003) wurde die Vergleichsrasse Lohmann Selected Leghorn Classic, im zweiten Jahr (2004) Lohmann Brown Classic und im dritten Jahr (2005) goldfarbige Italiener gewählt.

Das Auswahlkriterium für die oben genannten Rassen war die Gefiederfarbe, die einen Einfluss auf die Präferenz der Hühner haben kann. Wennrich (1978) attestiert der weißen Gefiederfarbe keine besondere Attraktion. Lill & Wodd-Gush (1965) beschreiben hingegen die braune Gefiederfarbe als attraktiver im Vergleich zur weißen. Ebenso deuten sie an, dass die Wildfarbe generell eine höhere Attraktivität für die Tiere besitzt als andere Farbschläge. In diesem Zusammenhang wird von einer genetisch fixierten Präferenz für die Gefiederfarbe der Stammform, des Bankivahuhns ausgegangen. Entlang dieser Argumentationsreihe wurde die Wahl der Vergleichsrassen vorgenommen, zu denen weiße Lohmann Selected Leghorn Classic, braune Lohmann Brown Classic und goldfarbige Italiener gehören. Zudem kann für die rassetypischen Merkmale der ausgewählten Rassen ein hoher Grad Homozygotie angenommen werden. Die Parentalgeneration der Lohmann-Rassen besteht aus mehreren Inzuchtlinien, deren Verpaarung in einem möglichst uniformen ‚Produkt‘, den hier eingesetzten Rassen, resultiert. Goldfarbige Italiener besitzen durch die Züchtung auf der Grundlage des Rassestandards eine vergleichbar geringe Variabilität im Erscheinungsbild. Diese Rasse ähnelt der Stammform in den wesentlichen Grundzügen der Gefiederfarbe.

Rassebeschreibungen der hier beobachteten Tiere finden sich in der Züchterliteratur und auch in älteren Standardwerken (Dürigen, 1921; Tegetmeier, 1873). Aber auch Darwin (1868) hat sich intensiv mit Haustieren auseinandergesetzt und die Vielfalt der Rassegeflügelzucht detailliert beschrieben. Die Beschreibungen der wirtschaftlich genutzten Rassen sind im *Legehennen Management Programm* der Firma Lohmann

Tierzucht, Cuxhaven, zu finden. Über die Herkunft und das Alter einer Rasse liegen nur wenige wissenschaftliche Abhandlungen vor (Darwin, 1868; Brothwell, 1979).

Die Anzahl der Experimentaltiere wird im Folgenden als x,y angegeben, wobei x der Anzahl der Hähne und y der Anzahl der Hennen entspricht.

2.1.1 Holländer Haubenhühner

Haubenhühner stellen eine der ältesten Großgruppen der Rassegeflügelzucht dar. Schädelknochen von Hühnern mit einer auffälligen Protuberanz, die die Rassegruppe der Haubenhühner kennzeichnet, stammen aus römisch-britischen Tempeln in Großbritannien zurück (Brothwell, 1979). Ausgrabungen von ebensolchen Schädeln in Braunschweig und im Kanton Aargau werden auf 1300 n. Chr. datiert (Benecke, 1994). Eine schriftliche Erwähnung finden sie erstmals bei Gayot Ende des 14. Jahrhunderts. Wenngleich sich auch der Rassestandard und die Rassenanzahl der Haubenhühner im Verlauf der Rassegeflügelzucht verändert haben, so gibt es dennoch kontinuierliche Kriterien, wie z.B. das Vorhandensein einer Haube. Ulisse Aldrovandi (1527-1605) bildet Hühner mit Federhauben in seinen Illustrationen ab, die auf die heutige Rasse Holländer Haubenhuhn schließen lassen (vergleiche Tegetmeier, 1873). Der Ursprung der Rasse ist auf die Handelsbeziehungen zwischen Holland und dem heutigen Polen zurückzuführen, so dass es zu der widersprüchlichen Namensgebung Holländer Haubenhuhn (HW), aber *White Crested Polish chickens* (WCP) kommt (Dürigen, 1921). Ab dem 17. Jahrhundert finden sich Darstellungen und Rassebeschreibungen, die dem heutigen Stand dieser Rasse entsprechen. Der markanteste Charakter der Holländer Haubenhühner ist die Federhaube, die auf einem Schädelknochen (Protuberanz) platziert ist und sich bei den meisten Farbschlägen vom restlichen Gefieder farblich absetzt. Ein damit verbundenes und ebenso charakteristisches Merkmal ist das vollständige Fehlen eines Kammes. Der Habitus der Holländer Haubenhühner entspricht dem eines Landhuhns, weiterhin ist es zutraulich und besitzt eine gute Legeleistung. Der Geschlechtsdimorphismus ist farblich nicht besonders ausgeprägt und findet sich hauptsächlich in der Federform und dem Gewicht wieder (Abbildung 4). Der Hahn übertrifft die Henne an Größe und Gewicht und zeigt eine schmalere Federstruktur, vor allem in der Haubenbefiederung. Daneben kennzeichnet ihn das geschlechtstypische Hals-, Sattel- und Schwanzgefieder. Die hier beobachteten Tiere besitzen ein schwarzes Gefieder mit einer weißen Haube.

Teilweise kann bei Tieren mit großer Haube die Sichtfreiheit vor allem im binokularen Sichtfeld eingeschränkt sein. Dafür sind entweder lockere Stützfedern verantwortlich, die eigentlich die Rundhaube von unten her stabilisieren sollen oder zu große Hauben, die mit einer Faltenbildung, meist über den Augen, einhergehen und die eigentlichen Stützfedern nach unten kippen lassen. Um den Tieren angemessene Sichtfreiheit zu garantieren, wurden diese Stützfedern über den Augen und dem Nasensattel mit einer Schere gekürzt. Diese Prozedur wurde je nach Bedarf ausgeführt und war vermehrt während der ersten Mauser notwendig.

Die im Verhältnis zur Domestikationsgeschichte des Haushuhns lange züchterische Isolation der Haubenhühner von anderen Rassengruppen, das markante Erscheinungsbild und Ergebnisse vorheriger wissenschaftlicher Untersuchungen (Frahm & Rehkämper, 1998; Rehkämper et al., 2003; Tiemann, 2003) sind Grund dafür, die Holländer Haubenhühner in den Fokus der vorliegenden Studie zu stellen.



Abbildung 4: Habitus einer Holländer Weißhauben-Henne auf der linken, Habitus eines Holländer Weißhauben-Hahnes auf der rechten Seite

2.1.2 Leghorn

Leghorn sind sowohl in der Rassegeflügelzucht als auch in der kommerziellen Tierzucht bekannt. Der Ursprung der heutigen Legehennen, bzw. deren Inzuchtlinien, ist in der ursprünglich mediterranen Rasse zu suchen. Zu den mediterranen Rassen gehören auch die im weiteren Verlauf beschriebenen Italiener (1.1.3). Dürigen (1921) mutmaßte, dass die mediterranen Rassen bereits vor zweitausend Jahren bei römischen Fachschriftstellern Erwähnung fanden. Leghorn wurden im Jahr 1835 erstmals erwähnt,

als sie von Italien nach Amerika exportiert wurden, deshalb auch Amerikanische Leghorn, wo ihre bereits vorhandene gute Legeleistung züchterisch erhöht wurde. Beide Geschlechter tragen große Kämmе, die bei den Hennen zur Seite gekippt sind, und ebenfalls große Kehllappen. Aus der Rassezucht sind zwei Farbschläge, weiß und braun, kommerziell genutzt worden.

Die Firma Lohmann, Cuxhaven, ist eine der weltweit größten Legehennenproduzenten. Die oben genannten Farbschläge finden sich in ihrem Sortiment in Form von weißen Lohmann Selected Leghorn Classic (LSL) und braunen Lohmann Brown Classic (BL) wieder.

Lohmann Selected Leghorn Classic

Für Tiere der LSL Classic Linie gibt es definierte Leistungstabellen (Legehennen Management Programm, Lohmann Tierzucht, Cuxhaven), die Gewichtszunahme, Futtermittelverbrauch und Legeleistung je nach Alterstufe angeben. LSL Classic Hennen haben ihr Endgewicht und den Beginn der Legeperiode nach 28 Wochen erreicht. Der Vermarktungsschwerpunkt liegt in der Eierproduktion. Der Geschlechtsdimorphismus erscheint in Kamm- und Körpergröße sowie in der Gefiederstruktur, beide Geschlechter besitzen eine weiße Gefiederfarbe (Abbildung 5). LSL Classic Tiere sind sehr aktiv.



Abbildung 5: Habitus eines Lohmann Selected Leghorn Classic-Hahnes auf der linken, Habitus einer Lohmann Selected Leghorn Henne auf der rechten Seite

Lohmann Brown Classic

Hennen der Brown Classic Linie (BL) werden zur Eier- und Fleischproduktion eingesetzt. Henne und Hahn haben die typischen Kopfpunkte der Leghorn, wobei der Hennenkamm mittelgroß ist und steht. Braune Leghorn sind kennfarbig, d.h. Hahn und Henne sind direkt nach dem Schlupf als solche zu unterscheiden. Dieser Geschlechtsdimorphismus wird beibehalten, denn während die erwachsene Henne ein braun schattiertes Gefieder besitzt, so weißt die Gefiederfarbe des Hahnes die Grundfarbe weiß auf (Abbildung 6). Der Halsbehang ist gelblich abgesetzt und die Flügeldecken zeigen eine dunkelbraune Färbung, die sich zum Schwanz hin verliert. Brown Classic Tiere sind etwas ruhiger als die LSL Classic.



Abbildung 6: Habitus einer Lohmann Brown Classic-Henne auf der linken, Habitus eines Lohmann Brown Classic-Hahnes auf der rechten Seite

2.1.3 Goldfarbige Italiener

Italiener (IT) wurden aus italienischen Landhühnern gezüchtet und werden im Englischen ebenfalls unter dem Rassebegriff Leghorn (Red Leghorn) geführt. Italiener erreichten Deutschland über Italien, während Leghorn zur gleichen Zeit aus England eingeführt wurden. Beide Rassen lassen sich jedoch auf einen gemeinsamen Ursprung zurückführen (2.1.2). Italiener werden seit der Zeit um 1870 ebenfalls in landwirtschaftlichen Betrieben wegen ihrer Legeleistung und Frohwüchsigkeit genutzt. Die Kopfpunkte ähneln denen der weißen Leghorn. Bei dem hier beobachteten Farbschlag goldfarbig besitzen die Hennen ein goldbraunes Gefieder (Abbildung 7). Der Hahn besitzt einen goldenen Hals- und Sattelbehang, einen goldroten Rücken, eine

rotbraune Brust- und Schenkelzeichnung und einen grün-schwarzen Schwanz. Dieses farbenreiche Gefieder spiegelt das des Bankiva-Hahnes in seiner Attraktivität wieder. Italiener sind eine ruhige und zutrauliche Rasse.

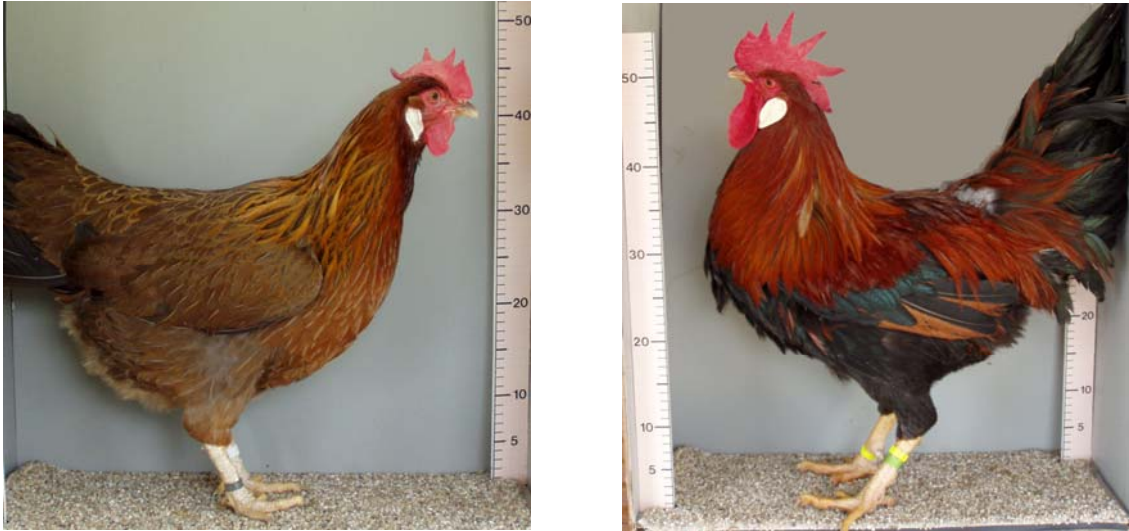


Abbildung 7: Habitus einer goldfarbigen Italiener-Henne auf der linken, Habitus eines goldfarbigen Italiener-Hahnes auf der rechten Seite

2.2 Haltung

Die Bruteier der Rassen wurden über private Züchter (Holländer Haubenhühner: B. Speck, Freiburg; Italiener: G. Wesch, Mannheim) und die Firma Lohmann (Lohmann LSL Classic, Lohmann Brown Classic: T. Sandbrink, Düsseldorf) bezogen. Nach der Anlieferung wurden die Eier über Nacht auf dem spitzen Pol des Eies gelagert.

Die geschlüpften Küken wurden nach dem 1. Experiment zunächst in Aufzuchtboxen gehalten, die mit einer zusätzlichen Wärmequelle auf ca. 35°C temperiert wurden und mit einer Beleuchtung ausgestattet waren. Futter und Wasser war für die Küken jederzeit zugänglich. Waren alle Küken eines Brutansatzes geschlüpft, verblieben sie noch eine weitere Nacht in der Box. Am nächsten Tag wurden sie in den großen Innenstall umgesetzt (Abbildung 8). Alle Tiere wurden in den gleichen Ställen mit einem angrenzenden Auslauf gehalten. Der Stall war im Kükenalter mit einem Kükenring und mehreren Rotlicht-Wärmequellen ausgestattet. Tageslicht fiel durch ein Fenster in der Stalltür ein, eine künstliche Beleuchtung wurde nicht vorgenommen. Die Tiere wurden dem Ernährungsmanagement der Firma Deuka entsprechend ad libitum gefüttert, Wasser stand ebenfalls frei zur Verfügung. Die Küken erhielten in den ersten

Wochen eine vitaminreiche Zufütterung mit Quark, Gemüse, Obst und Eiern. Für die Einstreu wurden Holzspäne unter der Zugabe von Stroh verwendet. Impfungen gegen die folgenden Krankheiten wurden entsprechend der veterinärmedizinischen Empfehlungen durchgeführt: Kokzidiose, atypische Geflügelpest (Newcastle-Krankheit, Stamm Hitchner & La Sota), Gumboro, infektiöse Laryngotracheitis, infektiöse Bronchitis. Nach zwei weiteren Tagen im Kükenring wurde den Küken tagsüber ein abgetrennter Teil der Auslaufläche im Freigehege (Abbildung 8) zur Verfügung gestellt. Je nach Alter, Befiederungszustand und Wetterlage wurde das nächtliche Aufstallen nach 4-6 Wochen eingestellt, so dass die Tiere ganztags den Auslauf nutzen konnten. Spätestens zu diesem Zeitpunkt wurde die Stalleinrichtung zur Kükenaufzucht abgebaut und die Jungtiere konnten die vorhandenen Sitzstangen, die über einem Kotbrett angebracht waren, sowie ein gegenüberliegendes Gemeinschaftsnest, nutzen. Die nach der Legereife anfallenden Eier wurden täglich abgesammelt. Nach dem letzten Experiment wurden die erwachsenen Tiere in einzelnen, separierten Zuchtgruppen weiter gehalten.

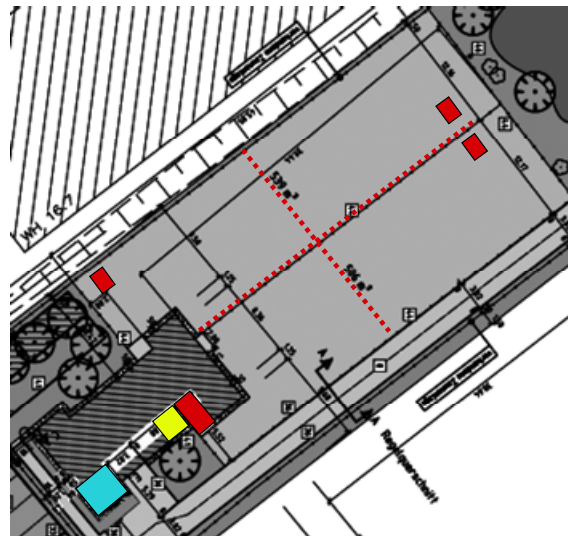


Abbildung 8: Ansicht des Innenstalls mit Kükenring und Wärmequellen auf der linken, Grundriss der Forschungsvolieren und Stallungen im wissenschaftlichen Geflügelhof auf der rechten Seite (rot: Stallungen & periodische Einteilung der Forschungsvolieren; gelb: Arena-Raum; türkis: Arbeitsraum).

Die Individualisierung jedes einzelnen Tieres war nach dem Durchlaufen des 1. Experimentes (vergleiche 2.5) zur Überprüfung der Prägungspräferenz am Tag des Schlupfes gewährleistet. Zunächst wurden die Küken mit farbigen Kükenringen an beiden Beinen zur Identifizierung markiert. Während der folgenden Wochen des

Wachstums wurden diese Ringe durch nummerierte Flügelmarken ersetzt. Sobald es die Größe der Tiere erlaubte, wurden diese durch individuell nummerierte Bundesringe des Bundes Deutscher Rassegeflügelzüchter ersetzt.

Die Tierzahl wurde über den Jahresverlauf stetig reduziert. Dies war vor allem wegen überzähliger Hähne notwendig, um den sozialen Stress in der aufwachsenden Gruppe zu reduzieren. Die Geschlechtererkennung war bei den Holländer Haubenhühnern erst zu einem späteren Zeitpunkt möglich, als dies bei den Vergleichsrassen der Fall war.

Die Tierzahlen und entsprechende Daten, die die Abgabe von Tieren betreffen, können Tabelle 1 entnommen werden.

Tabelle 1: Tierbestandszahlen nach Lebenswochen in den drei experimentellen Zyklen

Alter	HW / LSL	HW / BL	HW / IT
1. Lebenswoche	29 HW / 55 LSL	56 HW / 60 BL	92 HW / 37 IT
4. Lebenswoche	29 HW / 30 LSL	53 HW / 36 BL	46 HW / 37 IT
10. Lebenswoche	4,14 HW 4,14 LSL	3,21 HW 3,21 BL	5,21 HW 5,18 IT
Experiment zur sexuellen Präferenz (2.7)	4,12 HW 4,12 LSL	3,21 HW 3,21 BL	5,20 HW 5,18 IT
Zuchtbeginn	1,5 HW 0,5 LSL	2,10 HW 2,10 BL	2,12 HW 2,12 IT

Alle überzähligen Tiere wurden an Zoologische Gärten oder an Privatleute abgegeben. Todesfälle wurden entsprechend der gesetzlichen Vorgaben entsorgt, sind jedoch nicht in der oben stehenden Tabelle gesondert aufgeführt. In Krankheitsfällen wurde mit den örtlichen Tierärzten zusammengearbeitet.

2.3 Experimentelles Jahr

Das experimentelle Jahr umfasst drei experimentelle Phasen, die mit einem Beobachtungszeitraum abschließen. Dieser Zyklus wurde im Rahmen der hier vorgestellten Studie dreimal mit unterschiedlichen Vergleichsrassen in den Jahren 2003-2005 am Wissenschaftlichen Geflügelhof des Bundes Deutscher Rassegeflügelzüchter (BDRG e.V.) in Rommerskirchen durchgeführt. Ein experimenteller Zyklus beginnt mit

der Inkubation der Bruteier, auf den Schlupf der Küken folgt das Experiment zur Prägungspräferenz. Ein zweites Experiment dient der Überprüfung der sozialen Präferenz, das dritte der sexuellen Präferenz und der experimentelle Zyklus schließt mit der Beobachtung der Befruchtungs- und Schlupfrate in gemischten Zuchtgruppen. Diese Abfolge wird auch im folgenden Ergebnisteil eingehalten.

Das experimentelle Jahr beginnt mit der Inkubation der Eier im Mai. Die Inkubation wird mit den folgenden Parametern (Tabelle 2) in einer Brutmaschine der Firma Heka durchgeführt:

Tabelle 2: Brutparameter während der Inkubation

Parameter	Einlage - 17. Tag	18. Tag – Schlupf
Temperatur in °C	37,8	37,5
Luftfeuchtigkeit in %	53	73
Wendedauer in min	120	0
Wendeanzahl pro Tag	3	0
Abkühlrhythmus in h	24	0
Abkühldauer in min	25	0

Die Eier wurden über einen Zeitraum von sieben Tagen zu gleichen Anteilen der Rassen eingelegt. Die Schlupfquoten waren über die Jahre und die Rassen hinweg verschieden. Befruchtungs- und Schlupfquoten sind in der Tabelle 3 dargestellt. Diese dienen der zusätzlichen Information und Referenz, fließen jedoch nicht in die Ergebnisse der Studie ein.

Tabelle 3: Eieinlage, Befruchtungs- und Schlupferfolg in den drei experimentellen Zyklen

Zeitraum	Einlage	Befruchtungs- quote	Schlupfquote und Kükenanzahl (bezogen auf Einlage)
1. Jahr	71 HW	50,70%	40,85%; 29 HW
	71 LSL	92,96%	77,47%; 55 LSL
1. Jahr (Exkurs Prädisposition)	63 HW	28,57%	23,81%; 15 HW
	39 LSL	82,05%	64,10%; 25 LSL
2. Jahr	120 HW	56,67%	49,17%; 59 HW
	76 BL	93,42%	85,53%; 65 BL
3. Jahr	192 HW	63,02%	52,08%; 100 HW
	146 IT	45,21%	28,77%; 42 IT

Die Küken wurden, nachdem die Daunen trocken waren, zunächst in eine zweite Brutmaschine umgesetzt. Hieraus wurden die Küken in das erste Experiment genommen. Erst nach dem Experiment zur Prägungspräferenz wurden die Küken in die Aufzuchtboxen gesetzt (2.2).

2.4 Arena

Alle innerhalb der vorgestellten Studie durchgeführten Experimente wurden in der gleichen experimentellen Apparatur, im Folgenden als Arena bezeichnet, durchgeführt. Die Arena war in einem separaten Raum untergebracht, der mit einer Videokamera (CCD Camera), an der Decke mittig über der Arena angebracht, im Nebenraum beobachtet werden konnte. Die Beleuchtung im Raum orientierte sich an aktuellen Forschungsarbeiten (Szönyényi & Korbel, 2000) zur visuellen Wahrnehmung, insbesondere dem zeitlichen Auflösungsvermögen der Hühner. Aufgrund dieser Erkenntnisse war den Leuchtstoffröhren (Osram Biolux) ein elektronisches Vorschaltgerät vorgeschaltet, um ein für das menschliche Auge nicht sichtbares Flackern zu vermeiden.

Die Arena selbst bestand aus einem 80 cm hohen Holzrahmen und einer ebenfalls hölzernen Bodenplatte (Abbildung 9). Der Bodengrund wurde grau lackiert, um eine einfache Reinigung und einen guten Aufnahmecontrast zu gewährleisten. Die Außenmaße der Arena betragen 190 cm x 190 cm.

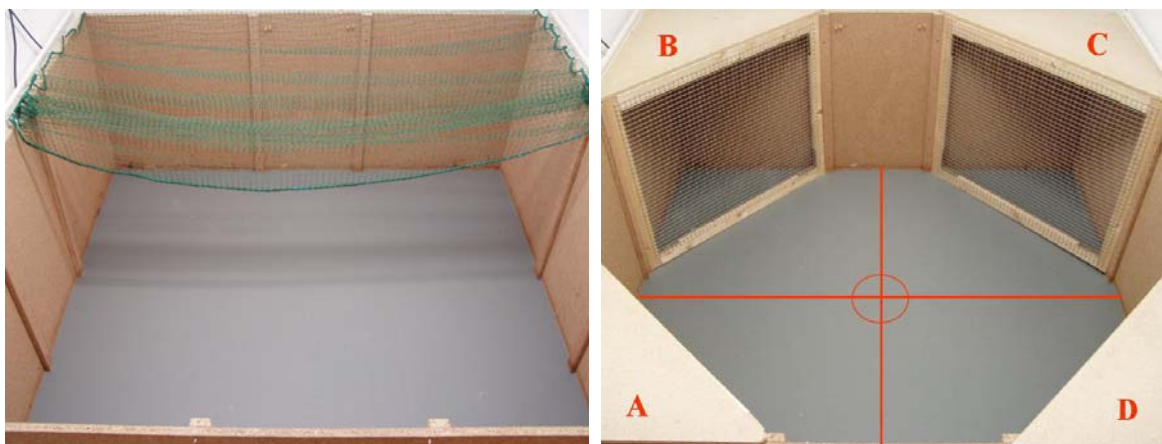


Abbildung 9: Arena als *open field* auf der linken Seite. Auf der rechten Seite ist der Aufbau als *multi choice* Arena dargestellt. Die Buchstaben wurden zur Orientierung den Präsentationsecken zugeteilt, die rot eingezeichneten Linien geben die Einteilung der Arena in die korrespondierenden Quadranten und die mittige Startzone wieder (beide vom Raumeingang aus fotografiert).

In diesem beschriebenen Aufbau wurde die Arena als Open Field für das Experiment zur sozialen Präferenz genutzt. Wahlweise konnten die vier Ecken der Arena mit Rahmen abgetrennt werden. Diese Rahmen waren mit Maschendraht bezogen, so dass zwar visueller, jedoch kein physischer Kontakt für die Tiere möglich war. Für diese Aufteilung waren zusätzliche hölzerne Abdeckungen für die Präsentationsecken vorhanden. Ein über der Arena angebrachtes Netz hielt die Tiere vom Herausfliegen ab. Nach jedem einzelnen Experiment wurde die Arena von eventuellen Fäkalien gesäubert. Die übertragenen Sequenzen wurden auf einem DVD-Rekorder (Panasonic DMR-E95H) aufgenommen, um sie für die weitere und zum Teil digitale Auswertung zu verwenden.

2.5 Experiment zur Prägungspräferenz

Das Experiment zur Überprüfung der Prägungspräferenz wurde am Tag des Schlupfes der Küken durchgeführt. Der Schlupf aller Küken, aus den inkubierten Eiern, war im Idealfall nach sieben aufeinander folgenden Tagen, entsprechend des Einlagezeitraumes, abgeschlossen. Die geschlüpften Küken wurden zu mehreren in eine Schlupfmaschine gesetzt, aus der nach Bedarf Küken für das Experiment entnommen werden konnten, ohne dass die Luftfeuchtigkeit in der Brutmaschine zu großen Schwankungen unterlag. In der Arena wurden die Präsentationsecken eingerichtet und mit Hennen besetzt (Abbildung 10). Je zwei Hennen der Holländer Haubenhühner und der jeweiligen Vergleichsrasse wurden in einem experimentellen Durchgang präsentiert. Nach jedem experimentellen Durchgang wurden die Stimulustiere entsprechend einer vorgefertigten Liste in den Präsentationsecken der Arena randomisiert rotiert. Diese Einsatzliste wurde mit dem Programm ‚Zufallsreihe‘ (R. Karstens, Düsseldorf) erstellt. Dieses Programm erstellt zufällige Zahlenreihen, wobei jede Zahl einer Henne zugeschrieben wurde und den entsprechenden Positionen (Präsentationsecken) A bis D zugewiesen wurde. Es wurde zusätzlich darauf geachtet, dass dieselbe Henne nicht länger als zwei experimentelle Durchgänge in derselben Präsentationsecke blieb.

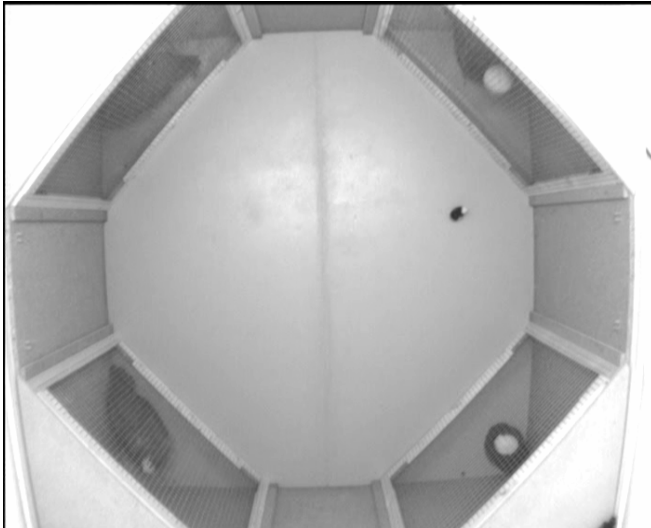


Abbildung 10: Arena mit eingesetzten Präsentationsecken im Experiment zur Prägungspräferenz

Um den Tagesrhythmus der Stimulustiere nicht zu stören, wurde das Experiment frühestens mit Sonnenaufgang begonnen und spätestens mit Sonnenuntergang beendet. Über Nacht wurden die Stimulustiere in ihre gewohnten Ställe und Volieren gehalten. Alle Stimulustiere konnten anhand von Farbringen und individuellen Bundesringen unterschieden werden und wurden in allen möglichen Viererkombinationen den Küken präsentiert. Je fünf Alttiere der verschiedenen Rassen wurden vorgehalten. Die Tiere, die vorübergehend nicht im Experiment präsentiert wurden, wurden tagsüber in Ausstellungskäfigen mit Futter und Wasser untergebracht. Nach vier experimentellen Durchgängen wurden die präsentierten Hennen gegen andere Tiere aus den Ausstellungskäfigen ausgetauscht. Die eingesetzten Küken wurden, wenn möglich, in ihrer Rasse alterniert. Die Gesamtzahlen der getesteten Küken können der Tabelle 4 entnommen werden.

Tabelle 4: Kükenanzahl im Experiment zur Prägungspräferenz (Lohmann Selected Leghorn Classic LSL, Lohmann Brown Classic BL, goldfarbige Italiener IT)

Rasse	1. Jahr (2003)	2. Jahr (2004)	3. Jahr (2005)
Holländer Haubenhühner	29	52	92
Vergleichsrasse	50 LSL	60 BL	37 IT

Jeweils ein Küken wurde in die Mitte der Arena gesetzt und für 15 Minuten über die Videokamera beobachtet. Die Zeit startete nach dem Verlassen des Beobachters aus dem Experimentalraum. Beim Einsetzen des Kükens wurde auf die Blickrichtung

geachtet. Die Blickachse war auf den Zwischenraum zweier Präsentationsecken gerichtet und auf der linken, bzw. rechten Blickseite wurden Hennen unterschiedlicher Rassenzugehörigkeit präsentiert.

Nach dem Ablauf von 15 Minuten wurde das Küken aus der Arena genommen, individuell mit Farbringen markiert und in die Aufzuchtbox gesetzt. Anschließend wurden die Hennen zwischen den Präsentationsecken getauscht, die Arena gesäubert und das nächste Küken aus der Brutmaschine entnommen. Im Anschluss an das Experiment wurden alle Stimulustiere fotografiert.

2.5.1 Exkurs ‚Prädisposition‘

Im Jahr 2003 wurde ein Exkurs zum Thema Prädispositionen durchgeführt. Dazu wurden die geschlüpften Küken in einem erweiterten experimentellen Design beobachtet. Die geschlüpften Küken blieben zunächst, anders als die Küken, die das Experiment zur Prägungspräferenz durchliefen, eine Nacht in der Aufzuchtbox. Am nächsten Tag wurden sie für eine Stunde in die Arena gesetzt, die ohne Präsentationsecken ausgestattet war, bevor sie eine weitere Nacht in der Aufzuchtbox verbrachten. Am 2. Tag nach dem Schlupf wurde das Experiment entsprechend zum Experiment zur Prägungspräferenz durchgeführt. Mögliche Präferenzen innerhalb der Prädispositionen, die sich erst nach einmaliger Reizsituation entwickeln, sollten abgefragt werden. Auf diese Weise konnte das Verhalten von 15 Holländer Haubenhuhn-Küken und von 14 Lohmann Selected Leghorn-Küken beobachtet werden. Die Tiere wurden nach dem Experiment abgegeben. Insgesamt konnten 600 Minuten Aufzeichnungen zur Analyse herangezogen werden.

2.5.2 Auswertung

Die Auswertung des aufgenommenen Videomaterials wurde in den ersten beiden Jahren (2003 und 2004) manuell angefertigt, während für das dritte Jahr (2005) ein entsprechendes Computerprogramm (Viewer, Biobserve, Bonn) zur Verfügung stand. Die statistische Berechnung beruht auf einer Rohdatengrundlage von 1230 Minuten im ersten experimentellen Zyklus, 1740 Minuten im zweiten experimentellen Zyklus und 1935 Minuten im dritten experimentellen Zyklus.

Lohmann Selected Leghorn Classic & Lohmann Brown Classic

Die Auswertung der Experimente zur Prägungspräferenz wurde für die ersten beiden Jahre mit den Rassen Holländer Haubenhuhn und LSL Classic, bzw. Lohmann Brown Classic am Monitor manuell angefertigt. Zu diesem Zweck waren über der Arena Schnüre gespannt, die die Aufsicht auf die Arena viertelten. Jedes Viertel korrespondierte zu einer Präsentationshenne. Zusätzlich wurde auf dem Monitor eine neutrale Zone eingerichtet. Diese neutrale Zone war ein Kreis um die Mitte, bzw. den Einsetzpunkt der Küken und maß ein Drittel der Strecke vom Arenamittelpunkt zur Außenwand. Diese neutrale Zone wurde als Startzone gewertet, jedoch wurde sie nach dem einmaligen Verlassen durch das Küken aufgehoben.

Verschiedene Variablen des Verhaltens des Kükens können in der Arena beobachtet und in die Auswertung integriert werden. Der maßgebliche Parameter war die Aufenthaltsdauer der Küken vor einer Henne, die in Sekunden gemessen wurde. Diese Variable wurde durch das Betreten und Verlassen der jeweiligen Quadranten terminiert. Weitere Aspekte wurden auf dieser Basis untersucht und erlauben Aussagen zu den folgenden Variablen: Dauer des Aufenthalts vor einer Rasse, in einem Quadranten, und in Abhängigkeit von der Blickrichtung. Die Aufenthaltsdauer der Küken vor den Hennen wurde zur weiteren Auswertung innerhalb einer Rasse aufsummiert und anschließend gemittelt.

Goldfarbige Italiener

Die Auswertung dieses Experimentes wurde mit dem Programm Viewer (Biobserve, Bonn) angefertigt. Zu diesem Zweck wurde das Programm an die örtlichen Gegebenheiten angepasst. Auf diese Weise konnte das Videosignal des Experimentes zeitgleich in den Computer eingespeist werden und nach Ablauf der 15 Minuten konnten alle Variablen direkt abgefragt werden. Die einzige Änderung, die sich aus dieser Umstellung ergab, war das Beibehalten der Startzone, auch wenn das Küken diese bereits einmal verlassen hatte. Die Varianz der so erzeugten Datenmenge ist geringer, als die durch den Experimentator am Monitor mit der Stoppuhr erzeugten Messzeiten. Das Programm erlaubt zudem einen Einblick in die zurückgelegte Wegstrecke und berücksichtigt weitere Parameter, wie Anzahl der Besuche eines Quadranten, und Abstand zur Präsentationsecke.

2.5.3 Statistik

Die gewonnenen Messwerte (Sekunden, Wegstrecke) sind parametrische Daten. Die Sekundenangaben geben die Länge des Aufenthaltes des Kükens in einem Quadranten an. Es handelt sich um zwei gepaarte Stichproben, da von jedem Tier je zwei Messwerte einer Rasse zugeschrieben werden. Diese Messwerte wurden entsprechend der Variablen ‚pro Rasse‘, ‚pro Quadrant‘, ‚nach Blickrichtung‘ und ‚Startfläche‘ aufsummiert. Für die Analyse der Daten wurde zunächst auf Normalverteilung getestet. Lag eine Normalverteilung vor, wurde mit dem paarigen t-Test weiter gearbeitet, war dies nicht der Fall, wurde der Wilcoxon-Test verwandt. Beide Tests beziehen sich auf abhängige Stichprobengrößen. Für die statistische Analyse der Aufenthaltszeiten in den Quadranten wurde über alle vier Quadranten eine Varianzanalyse (rangbasierte ANOVA) mit Messwiederholung (Friedman, bzw. Tukey) gerechnet. Die Aufenthalte in den Startflächen wurden als unabhängige, nicht-normalverteilte Daten mit dem Mann-Whitney U-Test analysiert. Variablen, wie die Anzahl der Besuche eines Quadranten, wurden ebenfalls mit dem Wilcoxon Test statistisch ausgewertet, da sie nicht parametrisch sind. Entsprechende p-Werte werden ebenso angegeben, wie die in die Berechnung einbezogenen Tieranzahlen n. Diese statistische Auswertung wurde mit dem Programm SigmaStat vorgenommen. Das α -Niveau wurde wie folgt festgelegt: $p \leq 0,05$, signifikant (*); $p \leq 0,01$, sehr signifikant (**); $p \leq 0,005$, hoch signifikant (***). Die graphische Darstellung der Ergebnisse erfolgte mit dem Programm SigmaPlot. Angegeben werden Mittelwerte und Standardabweichungen. Excel wurde zur Verwaltung der gewonnenen Daten hinzugezogen.

2.6 Experiment zur sozialen Präferenz

Die Experimente zur Überprüfung der sozialen Präferenz von Küken, Junghennen und adulten Hennen wurden in der Arena als Open-Field-Beobachtung durchgeführt (Abbildung 11). Jeweils drei Tiere der Rasse Holländer Haubenhuhn und der Vergleichsrasse wurden in der Arena beobachtet. Die Vergleichsrasse wechselte jedes Jahr und wurde in den Kapiteln 2.1.2 & 2.1.3 näher beschrieben. Der Abstand der Tiere, bzw. deren Kopfregion zueinander, sollte Auskunft über entsprechende soziale Präferenzen geben.

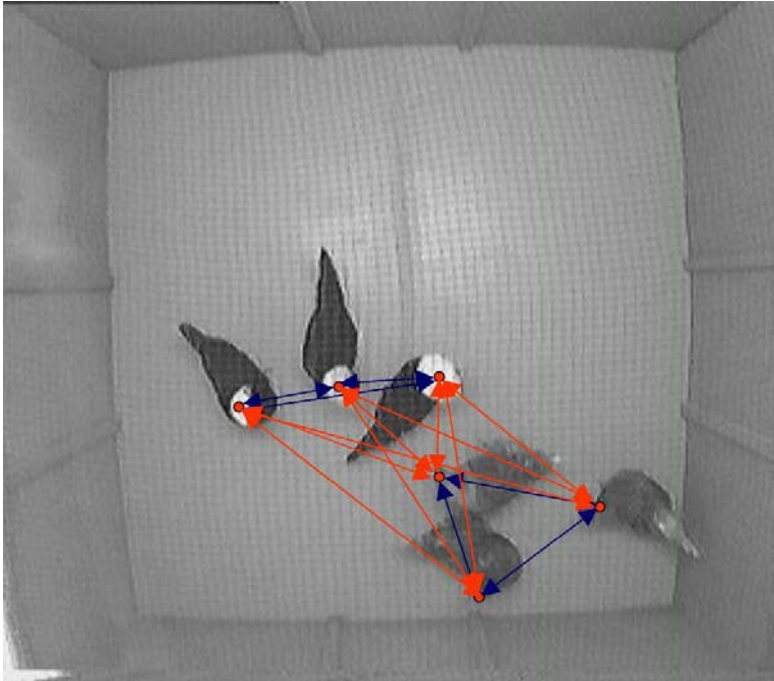


Abbildung 11: Arena als Open Field im Experiment zur sozialen Präferenz

Die Durchführung dieses Experimentes unterscheidet sich in den verschiedenen experimentellen Zyklen. Während im ersten Jahr (2003) alle Hennen in der oben genannten Kombination an einem Tag videographiert wurden, wurde dieses Experiment in den folgenden zwei Jahren auf wöchentlich einmalige Beobachtungen ausgedehnt. Im Folgenden wird deshalb zwischen dem Vergleich von Holländer Haubenhühnern und LSL Classic, bzw. Holländer Haubenhühnern und Lohmann Brown Classic und Italienern unterschieden. Die Hennen wurden pseudorandomisiert der Aufzuchtgruppe entnommen und die Ringnummern wurden protokolliert. Alle sechs Tiere wurden zusammen für 20 Minuten in der Arena videographiert. Beim Einsetzen der Hennen wurde auf eine alternierende Reihenfolge der Rassenzugehörigkeit geachtet. Anschließend wurden die Tiere wieder in die Gruppe zurückgegeben und die Arena wurde von Fäkalien gereinigt.

2.6.1 *Lohmann Selected Leghorn Classic*

Im ersten experimentellen Zyklus (2003) wurden die Rassen Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn beobachtet. Der Beobachtungszeitpunkt lag in der neunten Lebenswoche. Insgesamt wurden zwölf Holländer Haubenhuhn Hennen und zwölf Lohmann Selected Leghorn Classic Hennen videographiert, die in vier Gruppen à sechs Tieren in der Arena verblieben. Jeweils drei Junghennen jeder Rasse wurden als

experimentelle Gruppen angesehen und videographiert. Jede Gruppe wurde einmal für 20 Minuten beobachtet. Der ausgewählte Zeitpunkt wurde als Mittelpunkt zwischen Schlupf und zu erwartender Legereife der Lohmann Selected Leghorn Classic Hennen bestimmt. Die Hennen wurden zufällig aus der Population entnommen, bis alle Hennen (zwölf Lohmann Selected Leghorn Classic-Hennen, zwölf Holländer Haubenhuhn-Hennen) experimentell beobachtet worden sind. Nach der Beobachtung wurden die Ringnummern protokolliert und die Tiere in die Aufzuchtgruppe zurückgesetzt.

2.6.2 *Lohmann Brown Classic und goldfarbige Italiener*

Die oben genannten Beobachtungen im Open-Field wurden in den folgenden Jahren ausgeweitet. Zu diesem Zweck wurde eine experimentelle Gruppe jede Woche in der Arena videographiert. Die Gruppen wurden auch hier zufällig mit je drei Hennen Holländer Haubenhühnern und Lohmann Brown Classic, bzw. goldfarbigen Italienern besetzt. Soweit möglich wurde darauf geachtet, dass Hennen beobachtet wurden, jedoch konnten in den ersten Lebenswochen die Geschlechter nicht immer eindeutig unterschieden werden. Der Wochentag, an dem das Experiment durchgeführt wurde, wurde durch die Mitte des Schlupfzeitraumes festgelegt. Obwohl die Hennen zufällig aus der Aufzuchtgruppe entnommen wurden, so wurde dennoch darauf geachtet, dass bis zum Abschluss dieser Aufzeichnungen alle vorhandenen Hennen balanciert in die Daten einfließen. Das Ende des Aufzeichnungszeitraums war abhängig vom Start des Experimentes zur Feststellung sexueller Präferenzen, das mit Beginn der Legetätigkeit durchgeführt wurde. Die beobachteten Tierzahlen waren im 2. experimentellen Jahr (2004) je 93 Hennen Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Classic. Das entspricht 31 wöchentlichen Aufnahmen vom Kükenalter bis zur adulten Henne. Im 3. experimentellen Jahr (2005) wurden 31 Wochen lang Experimente zur sozialen Präferenz aufgezeichnet, entsprechend sind je 93 Tiere der Rassen Holländer Haubenhuhn und goldfarbiger Italiener in die Datenmenge mit eingeflossen.

2.6.3 *Auswertung*

Die Erfassung der Daten des ersten experimentellen Jahres unterscheidet sich von der Auswertung der Videoaufnahmen der beiden letzten Jahre. Allen drei Jahren ist gemein, dass die Abstände von drei Holländer Haubenhühnern und drei Hennen der Vergleichsrasse vermessen wurden. Auf diese Weise konnten Messwerte für

rasseinterne und rasseexterne Abstände gewonnen werden. Im ersten Jahr (0) wurden die Einzelabstände entsprechend einer festgelegten zeitlichen Maske manuell, aber digital am Computer, vermessen und ausgewertet. Insgesamt stand der statistischen Auswertung im ersten experimentellen Zyklus eine Rohdatenmenge von 7200 Einzelabständen zur Verfügung. Im zweiten experimentellen Zyklus konnten zunächst 55800 Einzelabstände manuell vermessen werden. Die Aufnahmen der Experimente zur sozialen Präferenz, im Umfang von je 600 Minuten konnten für den zweiten und dritten experimentellen Zyklus (0) mithilfe des Programms Viewer analysiert werden. Durch diese automatisierte Auswertung des Videomaterials mit dem Programm ‚Viewer‘ konnte auf manuelle Vermessungen der Abstände verzichtet werden.

Lohmann Selected Leghorn Classic

Die Aufnahmen des ersten Jahres wurden manuell am Computer ausgewertet. Zu diesem Zweck wurde das Videosignal in den Computer eingespeist und über die Aufnahmezeit von 20 Minuten hinweg wurden alle zehn Sekunden Standbilder erzeugt. Auf diesen Standbildern konnten die Abstände der Köpfe der Tiere mithilfe des Programms Measure (C Thing Software, Sunnyvale, USA) berechnet werden. Das Programm erlaubt eine Kalibrierung auf die reale Größe der Abstände und manuell versetzbare Endpunkte der Messstrecke. Jedes Tier wurde mit jedem weiteren vermessen. In jedem Standbild konnten drei Abstände innerhalb jeder Rasse (rasseintern) und neun Abstände zwischen Individuen verschiedener Rassen (rasseextern) vermessen werden (vergleiche Abbildung 11). Alle Abstände wurden alle zehn Sekunden vermessen, woraus sich eine Datenmenge von 1800 manuell gemessenen Abständen pro experimentellem Durchgang ergibt. Die Abstandsmaße wurden pro Messpaar, d.h. pro Individuenpaar unabhängig ob rasseintern oder rasseextern, über den Beobachtungszeitraum eines Experimentes hinweg aufsummiert und gemittelt.

Lohmann Brown Classic & Goldfarbige Italiener

Die Ergebnisse der letzten beiden Jahre, in dem Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Classic, bzw. goldfarbige Italiener verglichen wurden, konnten mit dem von der Firma Biobserve modifizierten Programm Viewer ausgewertet werden. Das Modul ‚social contact‘ erlaubt die automatische Berechnung der Abstände über den

Beobachtungszeitraum von 20 Minuten hinweg, mit einer Sequenz von 10 Bildern in der Sekunde, bzw. 12000 Messungen pro Sitzung. Zudem ist eine automatische Zuteilung der Tiere entsprechend ihrer Rassen möglich, so dass die Datenmenge aus den durchschnittlichen Abständen der Rassen und des Rassenvergleiches besteht.

2.6.4 Statistik

Die erhaltenen Einzelwerte der Abstände zwischen zwei Individuen wurden gemittelt und entsprechend ihrer Kategorie (rasseintern HW, rasseintern Vergleichsrasse und rasseextern) aufsummiert und gemittelt. Diese Abstandskategorien, bzw. deren Mittelwerte wurden als unabhängige Stichproben angesehen, da sich die Tiere unabhängig voneinander im Raum (*open field*) bewegen können. Lag eine parametrische Verteilung vor, so wurde mit dem t-Test eine statistische Auswertung ausgeführt. War diese Voraussetzung nicht gegeben, so wurde der Mann-Whitney U-Test verwandt. Im zweiten und dritten Jahr wurden die Abstandskategorien mit der Varianzanalyse (ANOVA) mit Messwiederholung analysiert, da die zugrunde liegende Datenmenge dieses Verfahren erlaubt (gleiche Anzahl Messwerte in jeder Kategorie, Anzahl Messungen 600/min). Mittelwerte, Standardabweichungen, p-Werte und Tierzahlen wurden in die Ergebnisbeschreibung integriert. Die Statistik wurde, ebenso wie die Berechnung der Regressionsgeraden, mit dem Programm SigmaStat, die graphische Darstellung mit SigmaPlot angefertigt. Die Datenverwaltung fand mit dem Programm Excel statt.

Um die Entwicklung der sozialen Präferenzen über die wöchentlichen Beobachtungszeiträume hinweg zu analysieren, wurde das Programm SsS-Software (Rubisoft, München) verwandt. Mit Hilfe dieses Programms können Regressionsgeraden statistisch miteinander verglichen werden. Das Programm testet mittels t-Test die Steigungen und y-Achsenabschnitte der Regressionsgeraden auf Signifikanz.

2.7 Experiment zur sexuellen Präferenz

Das Experiment zur sexuellen Präferenz startete an dem Zeitpunkt, an dem mindestens 50% der Hennen täglich ein Ei legten und sie somit als geschlechtsreif bezeichnet werden konnten. Alle vorhandenen Hennen wurden nacheinander in der Arena mit vier Hähnen, je zwei einer Rasse, konfrontiert. Zu diesem Zweck wurde die Arena,

äquivalent zum Experiment zur Überprüfung der Prägungspräferenz, mit Präsentationsecken ausgestattet (Abbildung 12). Die Hennen wurden aus der freilaufenden Gruppe entnommen und unter der Kontrolle der Blickrichtung (siehe Experiment 1) mittig in die Arena gesetzt. Die Aufnahmezeit betrug 15 Minuten. In jede Präsentationsecke wurde ein Hahn platziert. Ebenfalls äquivalent zum 1. Experiment wurden Listen mithilfe des Programms ‚Zufallsreihe‘ angefertigt, die die vier Hähne in jeden experimentellen Durchgang einer der vier Präsentationsecken zuwies. Die Hähne wurden gemäß dieser randomisierten Verteilung nach jedem experimentellen Durchgang in eine andere Ecke gesetzt. Zudem wurden die Hähne nach vier experimentellen Durchgängen gegen vier andere Hähne ausgewechselt. Die Präsentationsecken wurden mit einem Holzbrett abgedeckt und die Hennen durch das überziehbare Netz vom Herausfliegen aus der Arena abgehalten. Die Unterbringung der Stimulushähne erfolgte tagsüber in Ausstellungskäfigen, in denen Futter und Wasser zur Versorgung der Tiere zugänglich waren. Die Hennen wurden der freilaufenden Gruppe zeitnah für den individuellen experimentellen Durchgang entnommen und nach Abschluss wieder in die Gruppe zurückgesetzt.

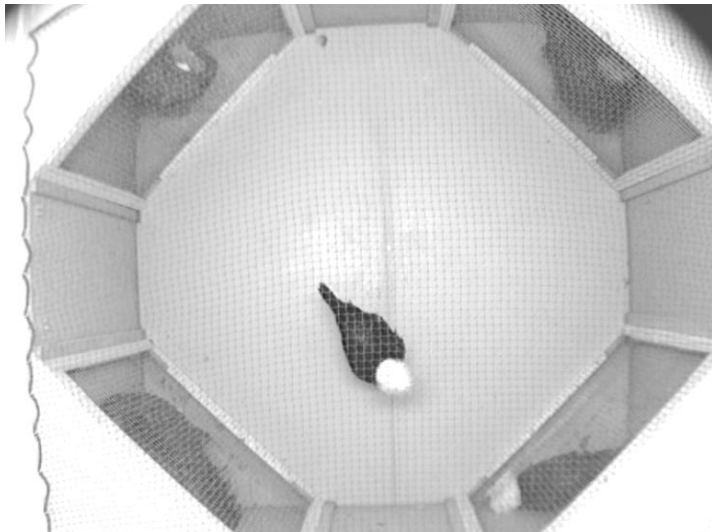


Abbildung 12: Arena mit eingesetzten Präsentationsecken im Experiment zur sexuellen Präferenz

In den ersten beiden Jahren wurde das Experiment, welches die Rassen Holländer Haubenhuhn und Lohmann Selected Leghorn Classic, bzw. Lohmann Brown Classic einbezieht, einmal mit jeder Henne durchlaufen. Im dritten Jahr wurden Holländer Haubenhühnern und goldfarbigen Italienern beobachtet. Die Anzahl der beobachteten Tiere in den einzelnen experimentellen Zyklen sind Tabelle 5 zu entnehmen.

Tabelle 5: Tierzahlen im Experiment zur sexuellen Präferenz

Tieranzahl	1. Jahr (2003)	2. Jahr (2004)	3. Jahr (2005)
Holländer	12	21	20
Haubenhühner			
Vergleichsrasse	12 LSL	21 BL	18 IT
Zeitpunkt (Lebenswoche)	28.	32.	33.

Nach Abschluss des letzten Experimentes eines Tages wurden die Hähne in die Gruppe zurückgesetzt. Alle Hähne waren individualisiert und wurden nach dem Experiment fotografiert. Die Ringnummern der Hennen wurden nach Abschluss jedes experimentellen Durchgangs protokolliert und die Tiere wurden in die gemeinsame Gruppe zurückgesetzt.

2.7.1 Auswertung

Die Auswertung der Daten erfolgte äquivalent zum ersten Experiment (vergleiche 2.5). Im ersten experimentellen Zyklus standen für die Auswertung 300 Minuten, im zweiten 630 Minuten und im dritten 570 Minuten Datenaufzeichnung zur Verfügung. Alle drei durchgeführten Experimente zur sexuellen Präferenz wurden mit dem Programm Viewer (Biobserve, Bonn) ausgewertet. Das entsprechende Plug-in ‚distance modul‘ gibt aufsummierte Aufenthaltszeiten jeder Henne pro Quadrant an. Vorherige Messungen mit dem bereits erwähnten Hilfskreuz und einer Stoppuhr konnten auf diese Weise verbessert werden, da Wechsel einzelner Hennen zwischen den Quadranten oft innerhalb von Sekunden durchgeführt wurden und so für die messende Person schwer nachhaltbar waren. Maßgeblich war die Aufenthaltszeit der Hennen vor den entsprechenden Hähnen, bzw. in den korrespondierenden Quadranten. Die Aufenthaltszeiten der Hennen vor zwei Hähnen derselben Rasse wurden aufsummiert und anschließend gemittelt.

2.7.2 Statistik

Die statistische Bearbeitung der Daten orientierte sich an den bereits beschriebenen Auswahlkriterien für Statistik entsprechend zum ersten Experiment. Es lagen zwei abhängige Stichproben vor, da zwei Quadranten mit der gleichen Rasse belegt wurden

und daraufhin aufsummiert und gemittelt wurde. Des Weiteren wurde bei Vorliegen einer Normalverteilung der paarige t-Test, andernfalls wurde der Wilcoxon-Test angewandt. Die Aufenthaltsdauern in den vier Quadranten wurden mittels einer Varianzanalyse mit Messwertwiederholung statistisch verglichen. Mittelwerte mit Standardabweichung, N-Zahlen und p-Werte werden angegeben.

2.8 Zuchtgruppen

Nach Abschluss des letzten Experimentes zur sexuellen Präferenz erfolgte die Aufzeichnung von Befruchtungs- und Schlupferfolgen aus gemischtrassigen Zuchtgruppen an. Die Tiere wurden getrennt voneinander in der dafür unterteilten Forschungsvoliere untergebracht (Abbildung 8). Zusätzliche Stallungen für jede Zuchtgruppe waren vorhanden. Diese Beobachtungen wurden über die drei experimentellen Zyklen intensiviert, deshalb werden die einzelnen Jahre im Folgenden separat beschrieben.

2.8.1 Lohmann Selected Leghorn Classic

Im ersten Jahr, in dem Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn Classic beobachtet wurden, wurde nach Abschluss des letzten Experiments eine Zuchtgruppe zusammengestellt. Diese bestand aus einem Holländer Haubenhuhn-Hahn und je fünf Holländer Haubenhuhn-Hennen und Lohmann Selected Leghorn Hennen. Der Beobachtungs-, bzw. Sammelzeitraum begann mit der 36. Lebenswoche und endete mit der 41. Lebenswoche. Die Eier wurden jeden Tag eingesammelt und mit dem Legedatum und der Rassenzugehörigkeit beschriftet. Die Eier unterschieden sich deutlich in der Größe, Farbe und Eischalenstruktur. Alle zehn Tage wurden die gesammelten Eier in eine Charge zusammengefasst und in den Brutmaschinen inkubiert (Tabelle 2). Aus vorherigen Aufzeichnungen von Schlupfraten des Wissenschaftlichen Geflügelhofes geht hervor, dass dieser Parameter einen größeren Abfall nach dem zehnten Tag der Lagerung der Bruteier aufweist. Um die erhaltenen Befruchtungs- und Schlupfquoten auf das Sexualverhalten der Tiere und nicht auf die Lagerung der Eier zurückzuführen, wurde der Richtwert von zehn Tagen maximaler Lagerung eingehalten. Nach weiteren zehn Tagen konnte mit Hilfe einer Schierlampe die Entwicklung des

Eies festgestellt werden. Die Eier konnten zu diesem Zeitpunkt als befruchtet oder unbefruchtet eingestuft und entsprechend protokolliert werden.

2.8.2 *Lohmann Brown Classic*

Im zweiten Jahr, der den Vergleich von Holländer Haubenhühnern und Lohmann Brown Classic vorsah, konnten zwei Zuchtgruppen etabliert werden. Die eine setzte sich aus einem Holländer Haubenhuhn Hahn und je fünf Holländer Haubenhuhn-Hennen und Lohmann Brown Classic-Hennen zusammen, während in der zweiten Zuchtgruppe die gleiche Kombination von Hennen zusammen mit einem Lohmann Brown Classic Hahn untergebracht war. Die Haltung erfolgte in nebeneinander liegenden Volieren (Abbildung 8). Erneut wurden die Eier der beiden Zuchtgruppen täglich eingesammelt. Dieser Zeitraum begann mit der 39. Lebenswoche und endete mit der 47. Lebenswoche der Tiere. Die Eier wurden mit der Nummer der Zuchtgruppe, dem Datum und der Rassenzugehörigkeit beschriftet und alle zehn Tage in die Brutmaschine eingelegt. Die Befruchtungsrate wurde nach zehn Tagen Inkubation durch Schieren festgestellt. Die Eier wurden entsprechend der Brutparameter ausgebrütet, so dass zusätzlich die Schlupfrate bestimmt werden konnte. Die daraus resultierenden Küken wurden fotografiert und an Privatleute abgegeben. Die verbliebenen Eier, aus denen nach dem 23. Tag kein Küken geschlüpft war, wurden geöffnet, um die Gründe für das Steckenbleiben zu bestimmen. Dieser Parameter, sowie die Befruchtungs- und Schlupfraten wurden protokolliert.

2.8.3 *Goldfarbige Italiener*

Im dritten Jahr konnten vier Zuchtgruppen etabliert werden, die sich aus je drei Hennen der Rassen Holländer Haubenhuhn und goldfarbiger Italiener zusammensetzten. Zwei Gruppen wurden mit einem Holländer Haubenhuhn Hahn, die anderen beiden mit einem goldfarbigen Italiener Hahn komplettiert. Zu diesem Zweck waren die beiden Forschungsvolieren zusätzlich unterteilt und mit kleinen Stallungen besetzt worden. Auf diese Weise konnten individuelle Einflüsse eines einzelnen Hahnes auf das Gesamtergebnis vermieden werden. Die Eier wurden täglich eingesammelt und beschriftet. Der Beobachtungszeitraum erfasst die 38. bis zur 46. Lebenswoche der Tiere. Alle zehn Tage wurden die Bruteier in eine Charge zusammengefasst und inkubiert. Nach zehn weiteren Tagen wurden sie geschickt und weiter bis zum Schlupf

bebrütet. Nach der Überschreitung des Schlupfzeitpunktes (21. Tag) von zwei Tagen wurden die verbliebenen Eier geöffnet und die Gründe für das Steckenbleiben protokolliert. Die Küken wurden größtenteils an Privatleute abgegeben, die letzte Charge verblieb am Wissenschaftlichen Geflügelhof und wird dort zu weiteren Untersuchungszwecken aufgezogen.

2.8.4 Auswertung

Die Datenmenge bestand aus der Anzahl der gelegten Eier, der Anzahl der befruchteten Eier und der Anzahl der geschlüpften Küken. Besonderheiten beim Schlupfverlust oder bei den geschlüpften Küken werden beschrieben. Die erhaltenen Werte werden durch Prozentangaben zueinander in Bezug gesetzt. Dabei ist die Bezugsgröße für die Befruchtungs- und die Schlupfrate die Anzahl der gelegten Eier.

2.8.5 Statistik

Die Befruchtungs- und Schlupfraten werden in Prozenten angegeben, deren Bezugsgröße die Anzahl der gelegten Eier ist. Die statistische Analyse der gewonnenen Datenmenge erfolgte mit Hilfe des χ^2 -Testes und des Statistikprogramms SsS. Dabei werden die tatsächlichen Daten mit Erwartungswerten verglichen, die unter anderem aus den Schlupf- und Befruchtungsdaten des Wissenschaftlichen Geflügelhofes hervorgehen. P-Werte werden angegeben.

3 Ergebnisse

Die Darstellung der Ergebnisse folgt dem zeitlichen Ablauf des wiederholten experimentellen Zyklus. Dieser Zyklus gliedert sich in die Experimente zur Prägungspräferenz, zur sozialen Präferenz, zur sexuellen Präferenz und die Beobachtung der Befruchtungs- und Schlupfraten in gemischten Zuchtgruppen. In den Jahren 2003, 2004, 2005 wurden drei aufeinander folgende experimentelle Zyklen durchgeführt. Zunächst die Ergebnisse des Experimentes zur Prägungspräferenz vorgestellt. Daran schließen sich die Ergebnisse des Experimentes zur sozialen Präferenz an, bevor die Ergebnisse des Experimentes zur sexuellen Präferenz besprochen werden. Die Analyse der Befruchtungs- und Schlupfraten der Zuchtgruppen schließt das experimentelle Jahr ab. Jedes Kapitel umfasst die Daten aus allen drei experimentellen Zyklen.

3.1 Experiment zur Prägungspräferenz

Die gewonnenen Daten aus den Experimenten zur Prägungspräferenz werden im Folgenden deskriptiv und statistisch dargestellt und analysiert. Die deskriptive Statistik umfasst die Darstellung der Mittelwerte und der entsprechenden Standardabweichungen. Diese sind die Grundlagen, auf denen die Graphen und die analysierende Statistik erstellt wurden.

3.1.1 Exkurs zur Prädisposition der Prägungspräferenz

Holländer Haubenhuhn-Küken und Lohmann Selected Leghorn Classic-Küken wurden bezüglich ihrer Prädisposition verglichen. Die Induktion der Prädispositionen wurde in der Methodik (2.5.1) beschrieben. Die Frage nach der Rassespezifität stand erneut im Vordergrund. Die Aufenthaltsdauer der Küken vor den Stimulushennen wurde nach einem vorherigen einstündigen Aufenthalt in der Arena gemessen. Dieser Aufenthalt diente der zentralnervösen Stimulation, bzw. der Anregung von *emerging predispositions*. Die Ergebnisse dieses Exkurses sind in Abbildung 13 dargestellt.

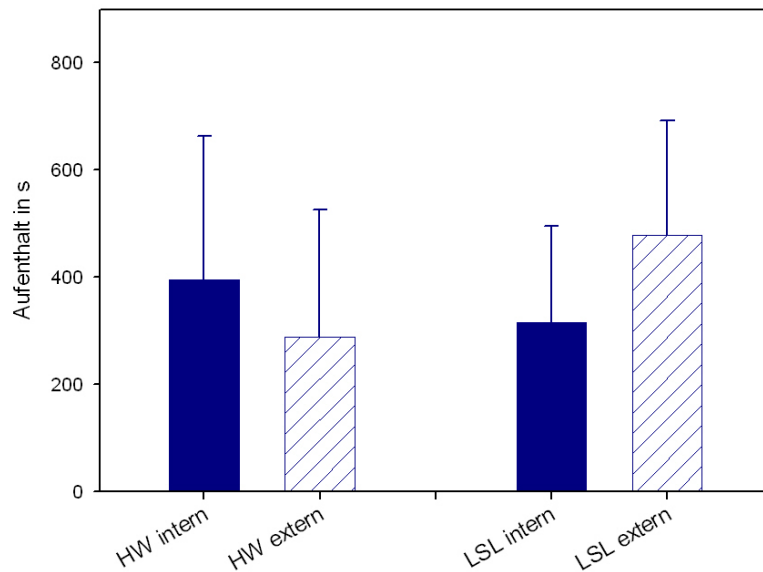


Abbildung 13: Ergebnisse des Experimentes zur Prädisposition mit Holländer Haubenhühnern (HW) und Lohmann Selected Leghorn Classic (LSL). ‚Intern‘ bezeichnet die Aufenthaltsdauer des Kükens vor einer Henne der eigenen Rasse, ‚Extern‘ den Aufenthalt vor einer Henne der Vergleichsrasse.

Holländer Haubenhuhn-Küken bevorzugen tendenziell Hennen der eigenen Rasse. Küken der Rasse Lohmann Selected Leghorn Classic bevorzugen ebenfalls tendenziell Holländer Haubenhuhn-Hennen. Beide Tendenzen sind statistisch nicht nachweisbar (HW $p = 0,389$; LSL $p = 0,091$). Es gibt keinen Hinweis auf eine rassenspezifische Prädisposition in einer der beiden beobachteten Rassen. Die korrespondierenden Werte dieses Experimentes sind in Tabelle 6 dargestellt.

Tabelle 6: Ergebnisse des Experimentes zur Prädisposition mit Holländer Haubenhühnern (HW) und Lohmann Selected Leghorn Classic (LSL).

Rasse	Kategorie	Mittelwert in s	Standard-abweichung	N	p-Wert
Holländer Haubenhuhn	Intern	396,13	266,53	15	0,389
	Extern	288,00	238,53		
Lohmann Selected Leghorn Classic	Intern	315,29	180,58	14	0,091
	Extern	479,00	212,55		

Die Überprüfung der möglichen beeinflussenden Variablen, der Aufenthaltsdauer pro Quadrant und der Aufenthaltsdauer entsprechend der Blickrichtung, ergaben keine statistisch relevanten Ergebnisse.

3.1.2 *Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn Classic*

Die Ergebnisse des Experimentes zur Prägungspräferenz mit den Rassen Holländer Haubenhuhn und Lohmann Selected Leghorn Classic sind in Abbildung 14 dargestellt.

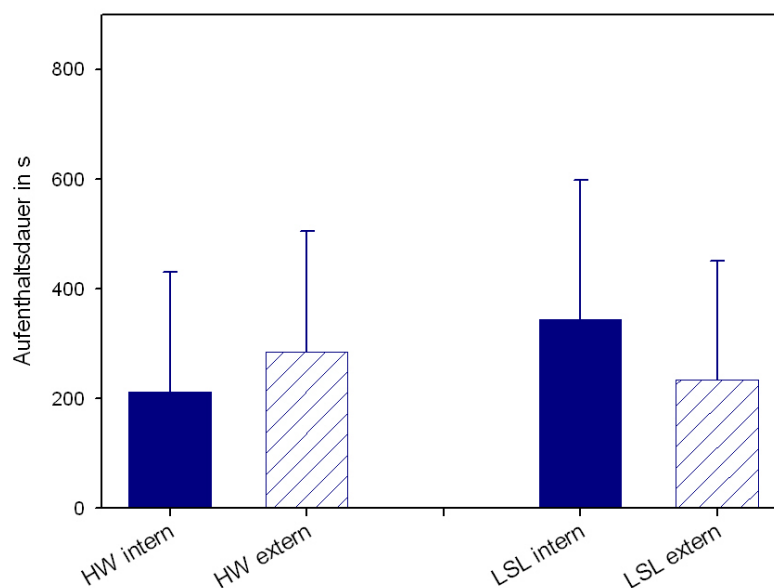


Abbildung 14: Ergebnisse des Experimentes zur Prägungspräferenz mit Holländer Haubenhühnern (HW) und Lohmann Selected Leghorn Classic (LSL). ‚Intern‘ bezeichnet die Aufenthaltsdauer des Kükens vor einer Henne der eigenen Rasse, ‚Extern‘ den Aufenthalt vor einer Henne der Vergleichsrasse.

Die Aufenthaltsdauer ist tendenziell bei den Holländer Haubenhuhn-Küken vor einer Lohmann Selected Leghorn Classic-Henne größer. Im Gegensatz dazu halten sich die Küken der Rasse LSL Classic tendenziell länger vor einer Henne der eigenen Rasse auf. In beiden Vergleichen lässt sich keine statistische Signifikanz nachweisen. Die entsprechenden p-Werte mit den ihnen zugrunde liegenden Mittelwerten und Standardabweichungen sind in Tabelle 7 dargestellt.

Tabelle 7: Ergebnisse des Experimentes zur Prägungspräferenz mit Holländer Haubenhühnern (HW) und Lohmann Selected Leghorn Classic (LSL).

Rasse	Kategorie	Mittelwert in s	Standard- abweichung	N	p-Wert
Holländer Haubenhuhn	Intern	211,10	220,15	29	0,340
	Extern	284,24	221,31		
Lohmann Selected Leghorn Classic	Intern	343,26	254,53	50	0,096
	Extern	234,02	217,41		

Die Normalverteilung der Daten ermöglicht einen analytischen Vergleich mit dem paarigen T-Testes. Der Vergleich der Aufenthaltsdauer der Holländer Haubenhuhn-Küken vor einer Henne der eigenen, bzw. der Vergleichsrasse ist nicht signifikant unterschiedlich ($p = 0,340$). Ein ähnliches Ergebnis stellt sich bei der Analyse der Verweildauern von Lohmann Selected Leghorn Classic-Küken vor Hennen der eigenen, bzw. der Vergleichsrasse ein. Auch dieser bereits deskriptiv beschriebene Unterschied ist statistisch nicht signifikant ($p = 0,096$). Aufgrund der verglichenen Aufenthaltsdauern der beiden beobachteten Rassen kann kein Hinweis auf eine Prägungspräferenz nachgewiesen werden.

Es besteht die Möglichkeit, dass experimentelle Artefakte (z.B. Blickrichtung des Kükens beim Einsetzen, Vorliebe für einen Quadranten) das Ergebnis beeinflussen. Aufgrund dessen wurde die Aufenthaltsdauer in den Quadranten *per se* und unter Einbeziehung der Blickrichtung beim Einsetzen erneut überprüft. Eine Vorliebe für einen bestimmten Quadranten könnte auf die asymmetrische Raumgestaltung außerhalb der Arena zurückzuführen sein, z.B. das Einsetzen der Küken von der der Tür zugewandten Seite. Während eine Bevorzugung eines einzelnen Quadranten statistisch nicht nachzuweisen ist ($p = 0,099$), können Effekte der Blickrichtung der Küken nicht ausgeschlossen werden. Holländer Haubenhuhn-Küken bevorzugen den Quadranten auf der rechten Seite, nachdem sie mit Blick zwischen zwei präsentierte Hennen in die Arena gesetzt worden sind ($p = 0,040$).

3.1.3 Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Classic

Im zweiten experimentellen Zyklus wurden Holländer Haubenhuhn-Küken und Lohmann Brown Classic-Küken mit Hennen der eigenen und der Vergleichsrasse konfrontiert. Die graphische Darstellung der Daten ist in Abbildung 15 zu finden.

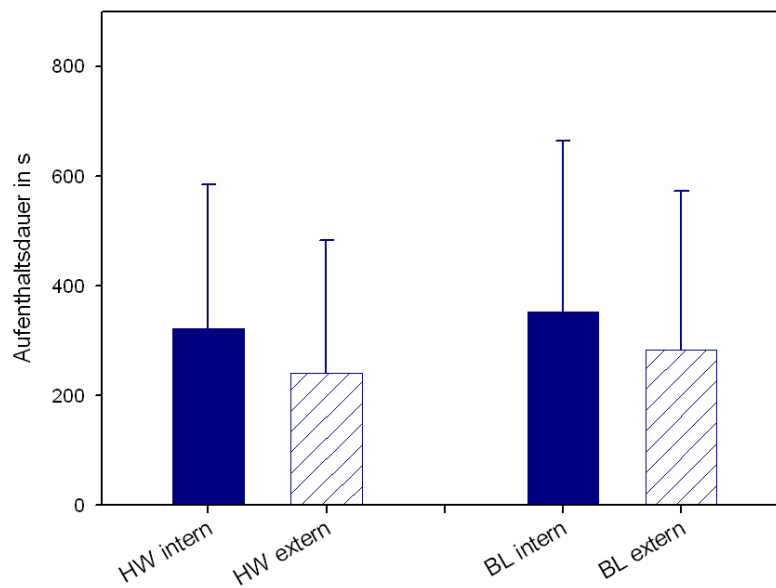


Abbildung 15: Ergebnisse des Experimentes zur Prägungspräferenz mit Holländer Haubenhühnern (HW) und Lohmann Brown Classic (BL). ‚Intern‘ bezeichnet die Aufenthaltsdauer des Kükens vor einer Henne der eigenen Rasse, ‚Extern‘ den Aufenthalt vor einer Henne der Vergleichsrasse.

Holländer Haubenhuhn-Küken und Lohmann Brown Classic-Küken verweilen tendenziell länger vor Hennen der eigenen Rasse. Um individuelle Unterschiede in der Präferenz der Küken für individuelle Stimulushennen zu vermeiden, wurden die zwei Quadranten, die jeweils derselben Rasse zugeordnet werden konnten, für die Auswertung zusammengefasst. Es lässt sich jedoch erneut kein statistisch signifikanter Unterschied in der Präferenz der Küken finden, weder bei Holländer Haubenhühnern noch bei Lohmann Brown Classic. Da bei den Messwerten der Lohmann Brown Classic keine Normalverteilung vorlag, wurde aus Gründen der Vergleichbarkeit auch bei den Werten der Holländer Haubenhühner ein Wilcoxon-Test durchgeführt. Die korrespondierenden Daten sind in Tabelle 8 wiedergegeben.

Tabelle 8: Ergebnisse des Experimentes zur Prägungspräferenz mit Holländer Haubenhühnern (HW) und Lohmann Brown Classic (BL).

Rasse	Kategorie	Mittelwert in s	Standard- abweichung	N	p-Wert
Holländer Haubenhuhn	Intern	322,39	262,68	52	0,194
	Extern	240,40	243,47		
Lohmann Brown Classic	Intern	352,87	311,50	60	0,323
	Extern	283,82	289,73		

Der statistische Gegentest auf mögliche Präferenzen für einen Quadranten oder ein Blickfeld ergab keine signifikanten Nebeneffekte, die das Verhalten der Küken zusätzlich beeinflusst haben könnten.

3.1.4 *Holländer Haubenhühner und goldfarbige Italiener*

Der Vergleich von Holländer Haubenhühnern und goldfarbigen Italienern wurde im dritten experimentellen Zyklus durchgeführt. Die Mittelwerte der Aufenthaltsdauern vor den Hennen der eigenen, bzw. der Vergleichsrasse sind in Abbildung 16 dargestellt.

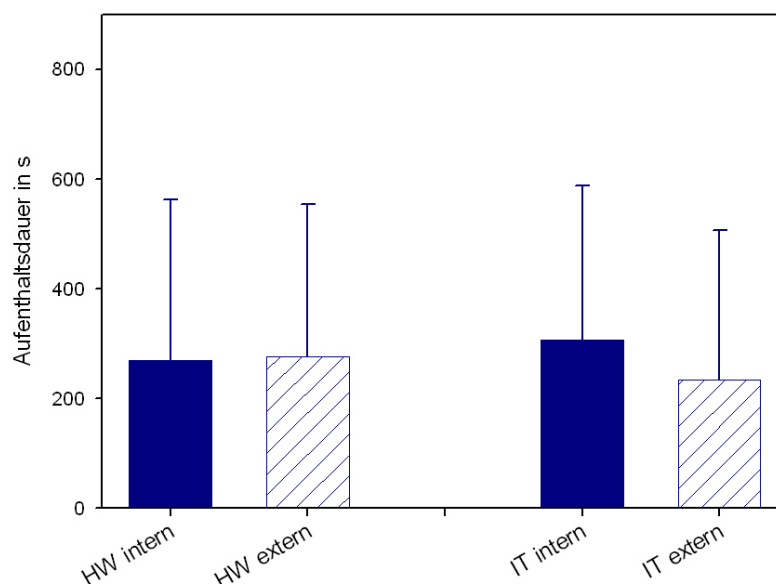


Abbildung 16: Ergebnisse des Experimentes zur Prägungspräferenz mit Holländer Haubenhühnern (HW) und goldfarbigen Italienern (IT). ‚Intern‘ bezeichnet die Aufenthaltsdauer des Kükens vor einer Henne der eigenen Rasse, ‚Extern‘ den Aufenthalt vor einer Henne der Vergleichsrasse.

Küken beider Rassen zeigen keine Präferenz weder für Hennen der eigenen, noch für Hennen der Vergleichsrasse. Bei den Küken der goldfarbigen Italiener ist eine Tendenz zur rasseinternen Präferenz erkennbar, jedoch konnten keine statistischen Signifikanzen in der weiteren analysierenden Auswertung gefunden werden. Die korrespondierenden Werte dieses Experimentes sind in Tabelle 9 zu finden.

Tabelle 9: Ergebnisse des Experimentes zur Prägungspräferenz mit Holländer Haubenhühnern (HW) und goldfarbige Italiener (IT).

Rasse	Kategorie	Mittelwert in s	Standard -abweichung	N	p- Wert
Holländer Haubenhuhn	Intern	269,67	292,46	92	0,778
	Extern	277,06	276,34		
Goldfarbiger Italiener	Intern	307,21	281,07	37	0,364
	Extern	234,21	272,94		

Eine möglich Präferenz, die sich auf die Blickrichtung des Küken beim Einsetzen bezieht, kann ebenfalls nicht nachgewiesen werden. Die statistische Überprüfung einer möglichen Präferenz für einen Quadranten fällt positiv aus ($p \leq 0,001$). Diese Bevorzugung ist mit Hilfe des Friedman-Tests (Zweifaktorielle Rangvarianzanalyse) sowohl bei den Holländer Haubenhuhn-Küken nachweisbar ($p = 0,002$), als auch bei den goldfarbigen Italiener-Küken ($p = 0,025$). Die Betrachtung der Mittelwerte der Aufenthaltsdauer in den einzelnen Quadranten lässt auf eine Bevorzugung des Quadranten B schließen. Gründe hierfür werden in der Anzahl der präsentierten Hennen der eigenen Rasse, der Anzahl der Präsentationen einer individuellen Stimulushenne und in der Anzahl der verwendeten Blickrichtungen beim Einsetzen gesucht. Keine dieser Variablen kann das Ergebnis rechnerisch erklären.

Das Programm ‚Viewer‘ erlaubt die Analyse weiterer Verhaltensvariablen. Zum einen wird die zurückgelegte Wegstrecke pro Quadrant aufgezeichnet und als Wert in cm angegeben. Zum anderen wird die Anzahl der Besuche eines Quadranten als n aufgezeichnet. Der Vergleich beider Variablen in Bezug auf die präsentierte Rasse im korrespondierenden Quadranten ergab keinen statistisch signifikanten Unterschied.

3.1.5 Aufenthaltsdauer in der Startfläche

Zusätzlich zu den vier Quadranten der Arena, die je einer Henne zugeordnet werden konnten, existierte mittig eine neutrale Zone, in die das Küken hineingesetzt wurde (siehe 2.4). Diese wurde keiner der präsentierten Hennen gutgeschrieben, sondern als Startzone betitelt und separat betrachtet. Die Dauer des Aufenthaltes der Küken in der Startzone wurde pro experimentellen Zyklus separat verglichen. Die korrespondierenden Werte sind in Tabelle 10 zu finden.

Der statistische Vergleich der einzelnen Rassen wurde pro Jahr, bzw. pro Experiment durchgeführt. Bis auf den experimentellen Zyklus, in dem Holländer Haubenhühner mit goldfarbigen Italienern verglichen wurden ($p = 0,874$), lieferten alle anderen Vergleiche signifikante Unterschiede. Der Unterschied zwischen Holländer Haubenhühnern mit den beiden kommerziellen Rassen Lohmann Selected Leghorn Classic und Lohmann Brown Classic bezüglich der Aufenthaltsdauer in der Startfläche ist in jedem Experiment signifikant (HW – LSL $p = 0,040$; HW – BL $p < 0,001$; HW – LSL (Exkurs) $p = 0,004$). Diese Unterschiede in der Aufenthaltsdauer in der Startfläche beinhalteten in allen drei Fällen eine längere Verweildauer der Holländer Haubenhühner-Küken in der Startfläche im Vergleich zu den Lohmann-Rassen.

Tabelle 10: Aufenthaltsdauer in der Startfläche

Rasse	Jahr	Aufenthalt in s	Standardabweichung	n
Holländer Haubenhuhn	2003	404,66	173,29	29
	2004	338,32	179,96	52
	2004*	215,87	183,99	15
	2005	352,37	244,77	92
Lohmann Selected Leghorn Classic	2003	321,52	133,46	50
	2004*	94,87	162,27	14
Lohmann Brown Classic	2004	258,63	250,16	60
Goldfarbiger Italiener	2005	358,45	262,48	37

* Die hier aufgeführten Daten stammen aus dem Experiment zur Prädisposition bei Holländer Haubenhühnern und Lohmann Selected Leghorn Classic.

3.2 Experiment zur sozialen Präferenz

Soziale Präferenzen wurden über die Abstände der Tiere zueinander definiert. Während im ersten experimentellen Zyklus die vier beobachteten Gruppen an einem Tag videographiert wurden, konnten die Experimente auf wöchentlich einmalige Beobachtungen in den ersten dreißig Lebenswochen der Tiere einer experimentellen Gruppe in den folgenden zwei Jahren ausgeweitet werden.

3.2.1 Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn Classic

Die beobachteten vier Experimentalgruppen werden in den folgenden Ergebnissen dargestellt. Die drei vermessenen Abstandskategorien für den ersten experimentellen Zyklus mit Holländer Haubenhühnern und Lohmann Selected Leghorn Classic sind in Abbildung 17 dargestellt.

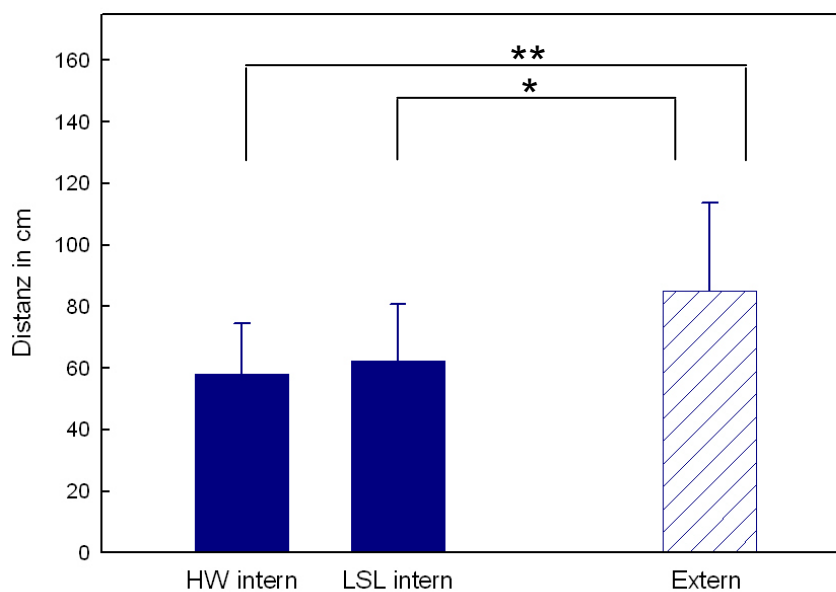


Abbildung 17: Abstandskategorien des Experimentes zur sozialen Präferenz bei Holländer Haubenhühnern (HW) und Lohmann Selected Leghorn Classic (LSL). ‚HW intern‘, bzw. ‚LSL intern‘ bezeichnen Abstände zwischen Tieren derselben Rasse, ‚Extern‘ bezieht sich auf Abstände zwischen verschiedenrassigen Tieren.

Die Abstände zwischen Tieren derselben Rasse sind geringer als Abstände über die Rassen hinweg. Die statistische Analyse gliedert sich in mehrere Einzelvergleiche (HW intern – LSL intern; HW intern – Extern; LSL intern – Extern), von denen die beiden Gegenüberstellungen der Rassen gegen die rasseexternen Abstände signifikant

unterschiedlich sind. Holländer Haubenhühner besitzen untereinander signifikant geringere Abstände im Vergleich zu rasseexternen Abständen ($p = 0,004$). Ebenso verhalten sich die Mittelwerte der Abstände innerhalb der Rasse Lohmann Selected Leghorn Classic zu den rasseexternen Abständen ($p = 0,011$). Es kann kein statistisch relevanter Unterschied zwischen den jeweils rasseinternen Abständen gefunden werden ($p = 0,470$). Eine Übersicht der erhaltenen Werte ist in Tabelle 11 zu sehen.

Tabelle 11: Werte aus dem experimentellen Vergleich sozialer Präferenzen bei Holländer Haubenhühnern und Lohmann Selected Leghorn Classic

Kategorie	Mittelwert in cm	Standardabweichung	Anzahl
Holländer Haubenhühner intern	58,19	16,37	12n
Lohmann Selected Leghorn Classic intern	62,40	18,53	12n
Rasseexterne Abstände	85,05	28,68	24N

Eine ontogenetische Betrachtung, wie sie in den folgenden experimentellen Zyklen vorgenommen werden kann, schließt das Experimentaldesign des ersten experimentellen Zyklus aus.

3.2.2 Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Leghorn

Die Abstandsmessungen in den Experimenten zur sozialen Präferenz der Hennen wurden mit dem Programm ‚Viewer‘ durchgeführt. Das Programm erlaubt eine kontinuierliche Messung der Individualabstände über die Gesamtlänge des Einzelexperimentes hinweg. Die Mittelwerte aller Einzelmessungen der Abstandskategorien ‚Holländer Haubenhuhn intern‘, ‚Lohmann Brown Classic intern‘ und ‚externe Rasseabstände‘ sind in Abbildung 18 dargestellt.

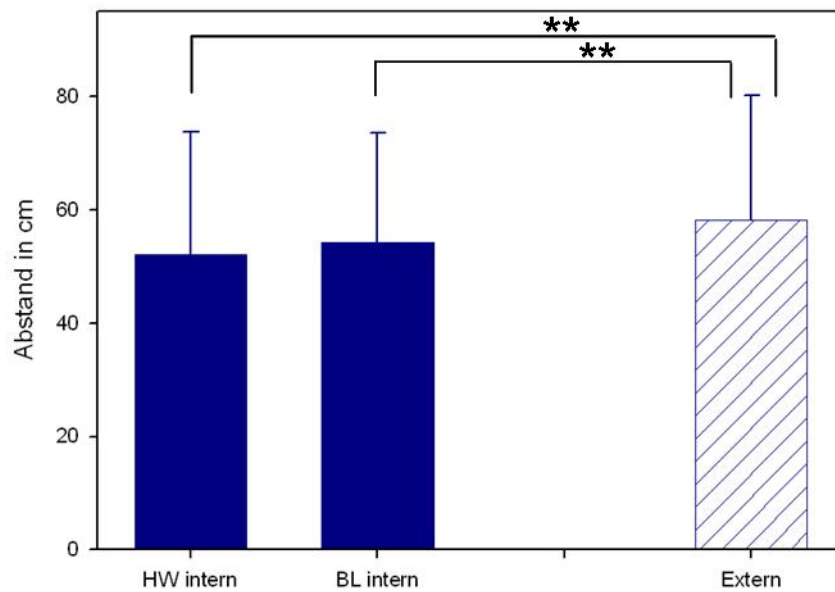


Abbildung 18: Abstandskategorien des Experimentes zur sozialen Präferenz bei Holländer Haubenhühnern (HW) und Lohmann Brown Classic (BL). ‚HW intern‘, bzw. ‚BL intern‘ bezeichnen Abstände zwischen Tieren derselben Rasse, ‚Extern‘ bezieht sich auf Abstände zwischen verschiedenrassigen Tieren.

Die Abstände zwischen Tieren derselben Rasse und die Abstände zwischen Tieren verschiedener Rassen unterscheiden sich signifikant ($p < 0,001$). Die Abstände der Holländer Haubenhühner untereinander sind signifikant kleiner im Vergleich zu Abständen, die zwischen den Rassen gemessen wurden ($p < 0,05$). Dieses Ergebnis lässt sich auch im Vergleich der Abstände zwischen Lohmann Brown Classic und den rasseexternen Abständen wieder finden ($p < 0,05$). Kein Unterschied lässt sich zwischen den Abständen ‚HW intern‘ und ‚BL intern‘ feststellen. Die korrespondierenden Mittelwerte und Standardabweichungen sind in Tabelle 12 dargestellt.

Tabelle 12: Werte aus dem experimentellen Vergleich sozialer Präferenzen bei Holländer Haubenhühnern und Lohmann Brown Classic. Die hohe Tieranzahl ergibt sich durch das mehrmalige Einsetzen der Individuen in den wöchentlichen Experimenten.

Kategorie	Mittelwert in cm	Standardabweichung	Anzahl
Holländer Haubenhühner intern	52,16	21,47	87n
Lohmann Brown Classic intern	54,26	19,36	87n
Rasseexterne Abstände	58,21	21,86	174N

Das experimentelle Design im Vergleich der Sozialpräferenzen von Holländer Haubenhühnern und Lohmann Brown Classic ermöglicht eine Analyse der ontogenetischen Entwicklung der Abstände. Die wöchentlich durchgeführten Beobachtungen der Abstandskategorien sind in Abbildung 19 dargestellt.

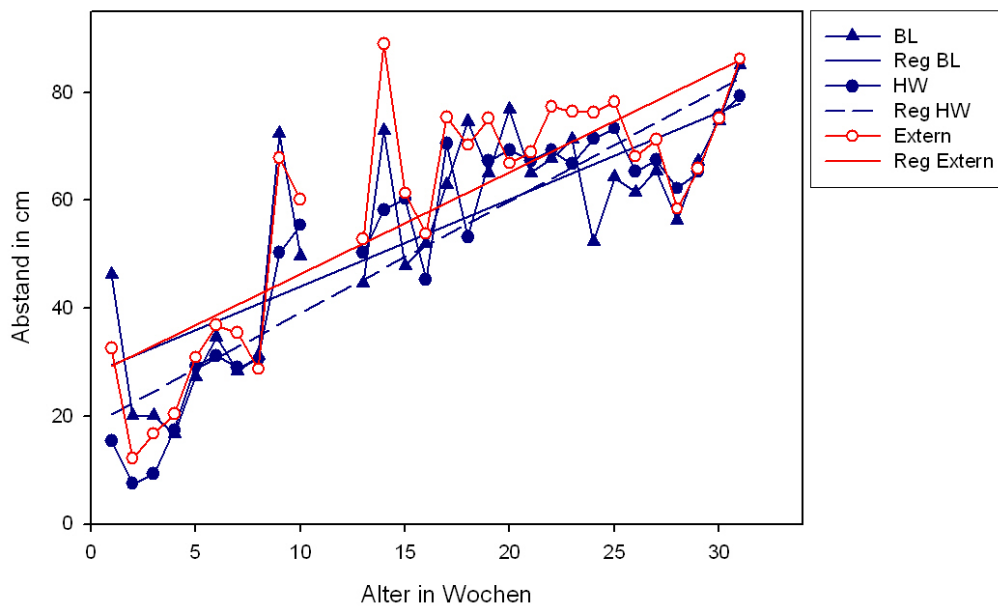


Abbildung 19: Ontogenese der Abstände bei Holländer Haubenhühnern (HW) und Lohmann Brown Classic (BL). Es sind sowohl die Einzelwerte pro Lebenswoche, als auch die Regressionsgeraden (Reg) über den Gesamtbeobachtungszeitraum aufgetragen. Daten aus den Wochen 11 und 12 fehlen.

Die Abstände aller Kategorien werden im Verlauf der Ontogenese der Hühner größer. Um die Variabilität der Einzelmessungen zu vermindern wurden Regressionsgeraden berechnet. Ein Vergleich der Regressionsgeraden ergibt keinen statistisch signifikanten

Unterschied. Entsprechend der Auswertung der Mittelwerte über dieselbe Datenmenge ist deskriptiv festzustellen, dass rasseexterne Abstände in der Regel über denjenigen Abständen liegen, die innerhalb der Rassen vermessen wurden. Die den Regressionsgeraden zugrunde liegenden Funktionen sind in Tabelle 13 angegeben.

Tabelle 13: Variablen der Regressionsberechnung der Abstandskategorien. Die Ontogenese der sozialen Präferenzen bei Holländer Haubenhühnern und Lohmann Brown Classic wurde verglichen.

Kategorie	Steigung (a)	Schnittpunkt mit y-Achse (b)	r ²
Holländer Haubenhühner intern	2,16	18,51	0,72
Lohmann Brown Classic intern	2,09	19,24	0,75
Rasseexterne Abstände	2,29	20,12	0,81

Die Entwicklungen der Abstände (Regressionsgeraden) der Rassen Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Classic können nicht statistisch signifikant differenziert werden, obwohl sich aufsummiert die Abstände zwischen den Rassen von denen innerhalb der Rassen signifikant unterscheiden (Tabelle 13). Die quadrierten Korrelationskoeffizienten r² (Bestimmtheitsmaß) geben an, welcher Prozentsatz der Gesamtvarianz der beiden Variablen auf Wechselwirkungen zwischen ihnen zurückgeführt werden können. Die erhalten r²-Werte geben an, in welchem Ausmaß die Streuung die gemessenen Abstände (HW intern; BL intern; Extern) durch die lineare Abhängigkeit von der Lebenswoche erklärt werden können. Die r²-Werte besitzen keine statistische Aussagekraft und sind damit rein deskriptiv.

3.2.3 Holländer Haubenhühner und goldfarbige Italiener

Der Vergleich der sozialen Präferenzen von Holländer Haubenhühnern und goldfarbigen Italienern erlaubt eine Analyse der Ontogenese von Abständen zwischen und innerhalb der Rassen. Zunächst werden die Abstandskategorien untereinander verglichen. Die Mittelwerte über alle durchgeführten Beobachtungen sind in Abbildung 20 dargestellt.

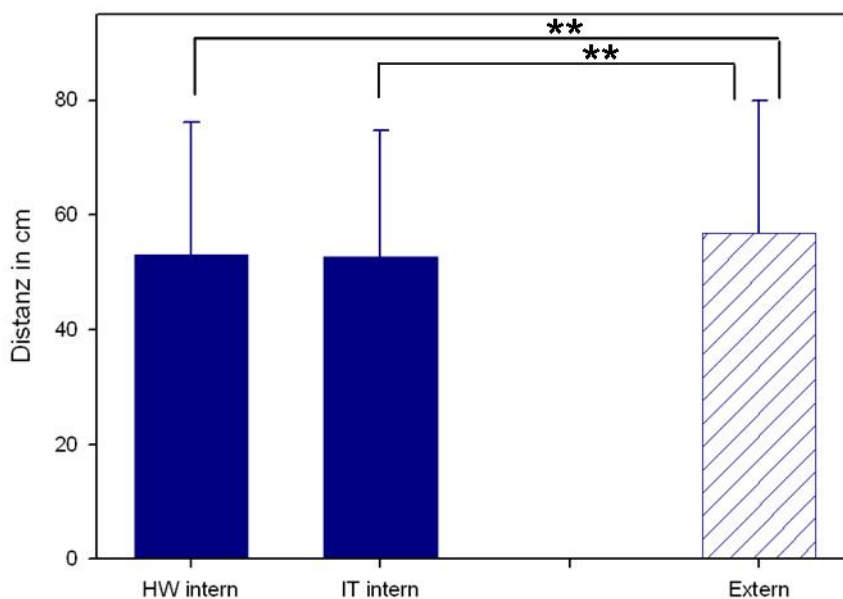


Abbildung 20: Abstandskategorien des Experimentes zur sozialen Präferenz bei Holländer Haubenhühnern (HW) und goldfarbige Italiener (IT). ‚HW intern‘, bzw. ‚IT intern‘ bezeichnen Abstände zwischen Tieren derselben Rasse, ‚Extern‘ bezieht sich auf Abstände zwischen verschiedenrassigen Tieren.

Die Ergebnisse der Beobachtungen mit Holländer Haubenhühnern und goldfarbigen Italienern sind ähnlich zu den Beobachtungen des Vorjahres. Die rasseinternen Abstände unterscheiden sich sowohl bei Holländer Haubenhühnern, als auch bei goldfarbigen Italienern signifikant von denen, die zwischen Individuen verschiedener Rassen gemessen wurden. Die Abstände innerhalb der Rasse Holländer Haubenhuhn und innerhalb der Rasse goldfarbiger Italiener sind signifikant kürzer im Vergleich zu rasseexternen Abständen (beide $p < 0,05$).

Tabelle 14: Werte aus dem experimentellen Vergleich sozialer Präferenzen bei Holländer Haubenhühnern und Lohmann Brown Classic. Die hohe Tieranzahl ergibt sich durch das mehrmalige Einsetzen der Individuen in den wöchentlichen Experimenten.

Kategorie	Mittelwert in cm	Standardabweichung	Anzahl
Holländer Haubenhühner intern	52,99	23,15	93n
Goldfarbige Italiener intern	52,76	22,01	93n
Rasseexterne Abstände	56,75	23,09	186N

Entsprechend des experimentellen Designs konnten die Entwicklungen in den Abstandskategorien aufgezeichnet werden. Diese Ontogenese ist in Abbildung 21 dargestellt.

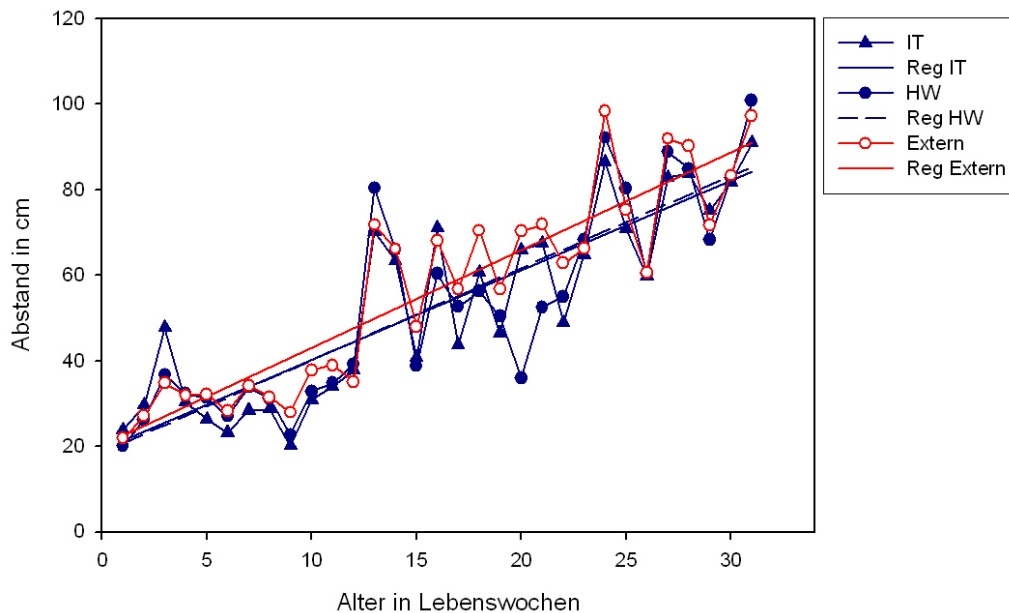


Abbildung 21: Ontogenese der Abstände bei Holländer Haubenhühnern (HW) und goldfarbigen Italienern (IT). Es sind sowohl die Einzelwerte pro Lebenswoche, als auch die Regressionsgeraden (Reg) über den Gesamtbeobachtungszeitraum aufgetragen.

Erneut ist über die Lebenswochen hinweg eine Steigerung aller Abstandskategorien zu vermerken. Rasseexterne Abstände sind in der Regel größer als rasseinterne, das durch die Lage der Regressionsgeraden ‚raseexterne Abstände‘ deskriptiv bestätigt werden kann. Die Berechnungsgrundlage der Regressionsgeraden ist in Tabelle 15 angegeben.

Tabelle 15: Variablen der Regressionsberechnung der Abstandskategorien. Die Ontogenese der sozialen Präferenzen bei Holländer Haubenhühnern und goldfarbigen Italienern wurde verglichen.

Kategorie	Steigung (a)	Schnittpunkt mit y-Achse (b)	r ²
Holländer Haubenhühner intern	2,08	18,28	0,81
Goldfarbige Italiener	1,89	27,40	0,65
Rasseexterne Abstände	1,62	27,81	0,61

Der statistische Vergleich der Regressionsgeraden, die auf der Datenmenge der Abstandskategorien basieren, zeigt keine signifikanten Unterschiede. Differenzen in der Ontogenese der beiden rasseinternen und der rasseexternen Abstandskategorie lassen sich nicht feststellen. Auch hier spiegeln die Korrelationskoeffizienten eine hohe lineare Anhängigkeit als Erklärung der Varianz der Variablen wieder.

3.3 Experiment zur sexuellen Präferenz

Das Experiment zur sexuellen Präferenz ist das letzte Experiment, das in der Arena innerhalb eines experimentellen Zyklus durchgeführt wird. Da das Design dieses Experimentes äquivalent zum ersten Experiment erstellt wurde, wurden auch die gleichen Variablen ausgewertet und statistisch analysiert. Die Graphiken wurden mit Mittelwerten erstellt. Im Experiment zur sexuellen Präferenz sind erneut die Aufenthaltsdauern in den vier Quadranten ausschlaggebend.

3.3.1 Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn Classic

Den Hennen der Rassen Holländer Haubenhuhn und Lohmann Selected Leghorn Classic wurden Hähne dieser beiden Rassen in der Arena als Stimuli präsentiert. Die mittlere Aufenthaltsdauer der Hennen vor den Hähnen sind in Abbildung 22 dargestellt.

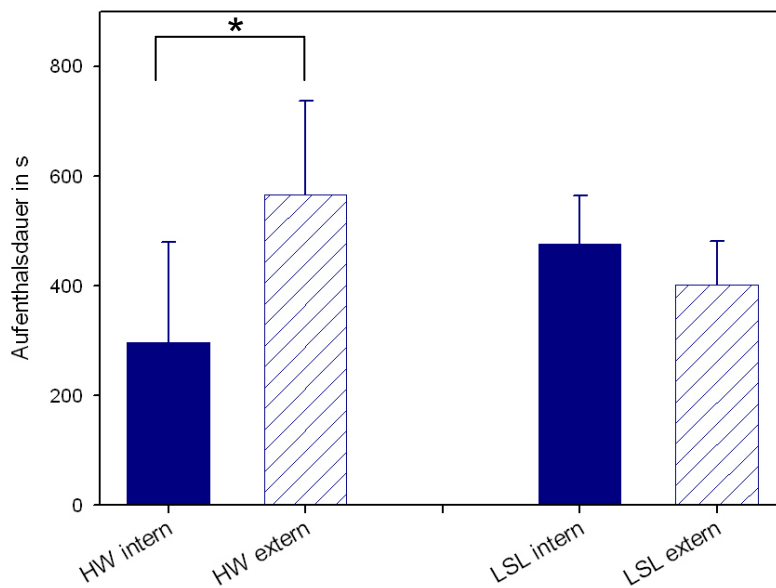


Abbildung 22: Aufenthaltsdauer der Holländer Haubenhuhn-Hennen (HW) und Lohmann Selected Leghorn Classic-Hennen (LSL) vor den Hähnen beider Rassen im Experiment zur sexuellen Präferenz. ‚Intern‘ bezeichnet den Aufenthalt vor einem Hahn der eigenen Rasse, ‚extern‘ vor einem Hahn der Vergleichsrasse.

Holländer Haubenhuhn-Hennen präferieren den Aufenthalt vor einem Hahn der Vergleichsrasse Lohmann Selected Leghorn Classic ($p = 0,034$). Im Gegensatz dazu ist bei den Hennen der Rasse Lohmann Selected Leghorn Classic zwar eine leichte Tendenz zum Aufenthalt vor Hähnen der eigenen Rasse vorhanden, die jedoch keine statistische Signifikanz zeigt. Die aus dieser Analyse resultierenden Werte sind Tabelle 16 zu entnehmen.

Tabelle 16: Statistisch relevante Werte aus dem Vergleich der Aufenthaltsdauer bei Holländer Haubenhühnern und Lohmann Selected Leghorn Classic im Experiment zur sexuellen Präferenz

Rasse	Kategorie	Mittelwert in s	Standard- abweichung	N	p- Wert
Holländer Haubenhuhn	Intern	296,32	182,98	12	0,034
	Extern	566,61	170,82		
Lohmann Selected Leghorn Classic	Intern	476,87	87,76	12	0,339
	Extern	401,08	80,97		

Das Programm ‚Viewer‘ liefert zudem Daten über die zurückgelegte Wegstrecken in einem Quadranten und die Anzahl der Besuche eines Quadranten (Abbildung 23). Die zurückgelegte Wegstrecke entspricht der Laufstrecke der Henne in cm und wird zunächst pro Quadrant gemessen, jedoch während der Auswertung den präsentierten Rassen zugewiesen und aufsummiert. Die gleiche Vorgehensweise wurde in der Analyse der Anzahl der Besuche eines Quadranten angewandt.

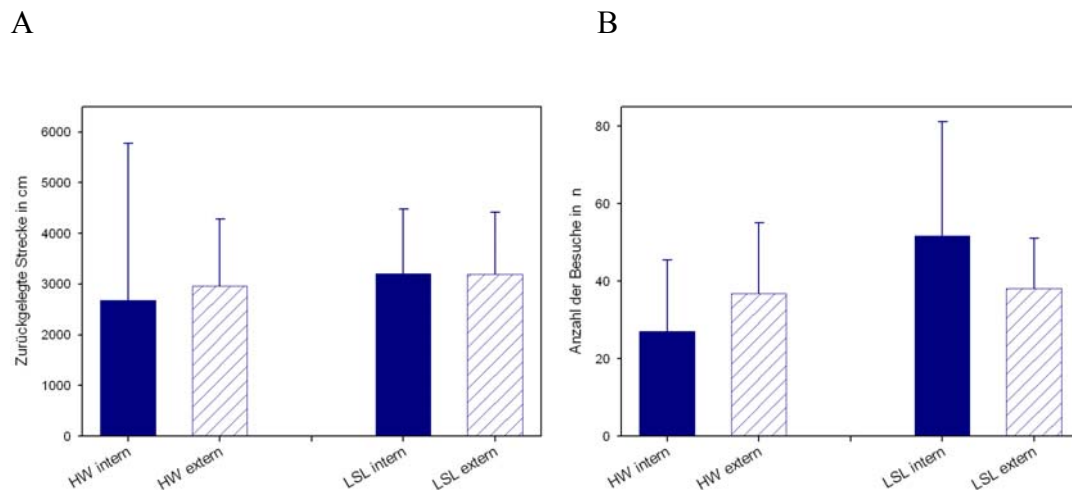


Abbildung 23: A. Die zurückgelegte Wegstrecke der Hennen in den Quadranten der Hähne ist zu sehen. B. Die Anzahl der Besuche eines Quadranten durch die Hennen ist dargestellt. ‚Intern‘ bezeichnet Ereignisse vor einem Hahn der eigenen Rasse, ‚extern‘ vor einem Hahn der Vergleichsrasse.

In den Vergleichen der rasseinternen und rasseexternen zurückgelegten Wegstrecke und der rasseinternen und rasseexternen Anzahl der Besuche konnten keine statistisch relevanten Unterschiede gefunden werden. Die Gegendests auf eine Präferenz eines einzelnen Quadranten oder einer Blickrichtung fielen negativ aus. Somit liegt eine nachweisbare Präferenz der Holländer Haubenhuhn-Hennen für Hähne der Vergleichsrasse vor.

3.3.2 *Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Classic*

Die Rassen Holländer Haubenhuhn und Lohmann Brown Classic wurden im zweiten experimentellen Zyklus beobachtet. Die mittlere Aufenthaltsdauer vor den jeweiligen Stimulushähnen ist in Abbildung 24 dargestellt.

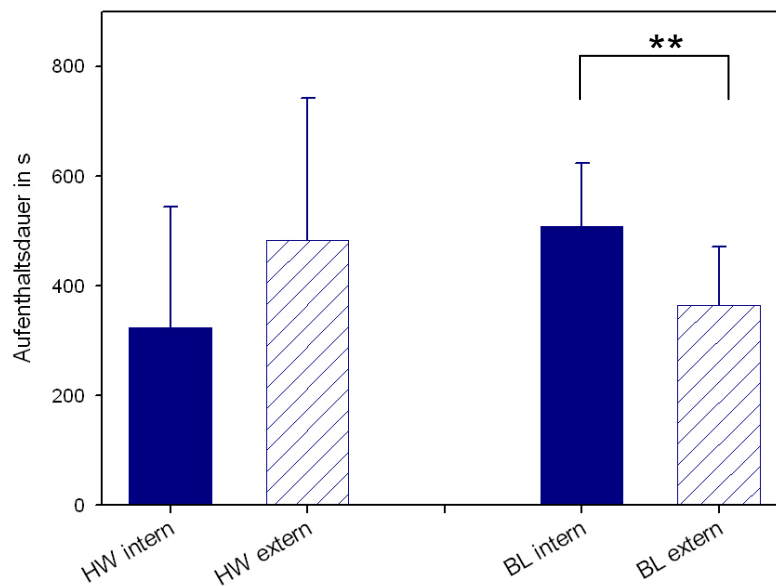


Abbildung 24: Aufenthaltsdauer der Holländer Haubenhuhn-Hennen (HW) und Lohmann Brown Classic-Hennen (BL) vor den Hähnen beider Rassen im Experiment zur sexuellen Präferenz. ‚Intern‘ bezeichnet den Aufenthalt vor einem Hahn der eigenen Rasse, ‚extern‘ vor einem Hahn der Vergleichsrasse.

Die abgebildeten Tendenzen sprechen für eine generelle Bevorzugung der Lohmann Brown Classic-Hähne, sowohl auf Seiten der rasseeigenen Hennen als auch bei den Holländer Haubenhuhn-Hennen. D.h. bei den Lohmann Brown Classic-Hennen konnte eine rasseinterne Präferenz und bei den Holländer Haubenhuhn-Hennen eine rasseexterne Präferenz beobachtet werden. Die statistische Analyse ergab einen sehr signifikanten Unterschied nur auf Seiten der Lohmann Brown Classic-Hennen ($p = 0,007$). Im Gegensatz zu Holländer Haubenhuhn-Hennen präferieren diese signifikant einen Hahn aus der eigenen Rasse. Die korrespondierenden Werte können Tabelle 17 entnommen werden.

Tabelle 17: Statistisch relevante Werte aus dem Vergleich der Aufenthaltsdauern bei Holländer Haubenhühnern und Lohmann Brown Classic im Experiment zur sexuellen Präferenz

Rasse	Kategorie	Mittelwert in s	Standardabweichung	N	p-Wert
Holländer Haubenhuhn	Intern	324,39	219,85	21	0,131
	Extern	483,89	257,99		
Lohmann Brown Classic	Intern	507,83	116,70	21	0,007
	Extern	365,27	105,18		

Die deskriptive Auswertung der zurückgelegten Strecke pro Quadranten und der Anzahl der Besuche pro Quadranten ist in Abbildung 25 dargestellt.

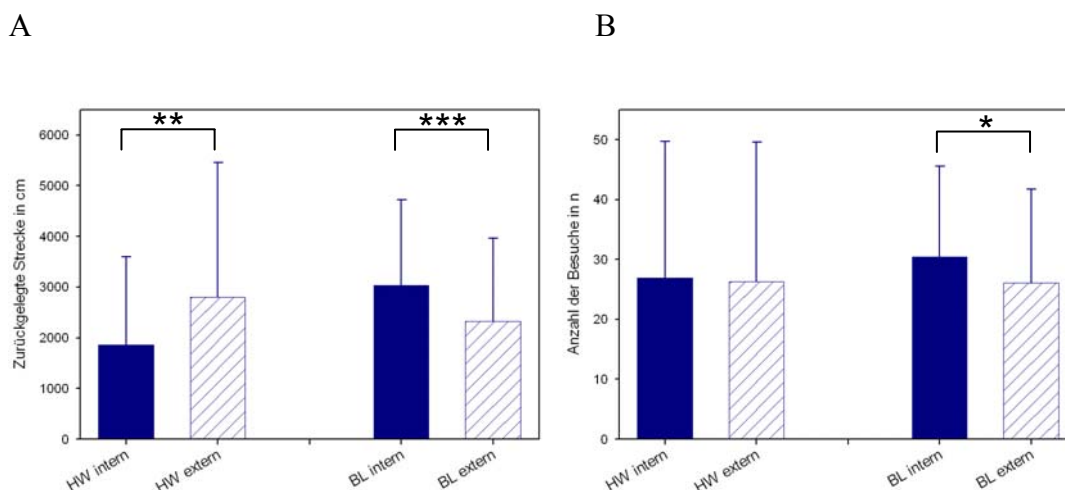


Abbildung 25: A. Die zurückgelegte Wegstrecke der Hennen in den Quadranten der Hähne ist zu sehen. B. Die Anzahl der Besuche eines Quadranten durch die Hennen ist dargestellt. ‚Intern‘ bezeichnet Ereignisse vor einem Hahn der eigenen Rasse, ‚extern‘ vor einem Hahn der Vergleichsrasse.

Die statistische Auswertung der zurückgelegten Strecke in den Quadranten der Hähne der eigenen, bzw. der Vergleichsrasse ergab sowohl bei den Holländer Haubenhuhn-Hennen ($p = 0,005$), als auch bei den Lohmann Brown Classic-Hennen ($p \leq 0,001$) einen signifikanten Unterschied. Die Hennen beider Rassen legen in den Quadranten, die den Hähnen der Rasse Lohmann Brown Classic zugewiesen werden, eine signifikant längere Wegstrecke zurück. Der signifikante Unterschied, der auf die zurückgelegte Wegstrecke der Holländer Haubenhuhn-Hennen in den Quadranten der Lohmann Brown Classic-Hähne zurückgeht, bestätigt die bereits beschriebene Tendenz dieser Hennen länger bei den Hähnen der Vergleichsrasse zu verweilen. Der Vergleich der

Anzahl der Besuche eines Quadranten ist nur im Falle der Lohmann Brown Classic-Hennen statistisch gesichert ($p = 0,014$). Dieser Befund unterstützt die nachgewiesene Präferenz der Lohmann Brown Classic-Hennen für Hähne derselben Rasse. Einflüsse durch eine mögliche Präferenz eines Quadranten oder einer Blickrichtung konnten nicht nachgewiesen werden.

3.3.3 *Holländer Haubenhühner und goldfarbige Italiener*

Der Vergleich von Holländer Haubenhühnern und goldfarbigen Italienern wurde entsprechend der beiden vorherigen experimentellen Zyklen ausgewertet. In Abbildung 26 sind die deskriptiven Werte der Aufenthaltsdauern der Hennen vor den präsentierten Hähnen dargestellt.

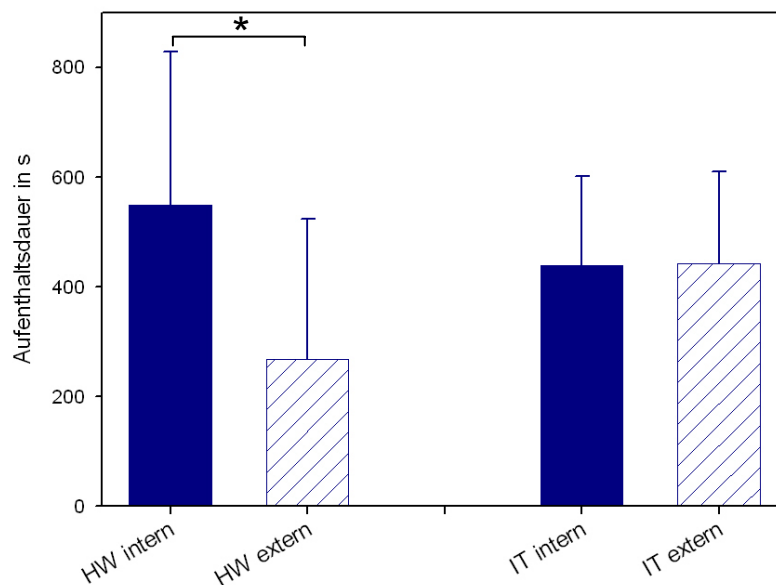


Abbildung 26: Aufenthaltsdauer der Holländer Haubenhuhn-Hennen (HW) und goldfarbigen Italiener-Hennen (IT) vor den Hähnen beider Rassen im Experiment zur sexuellen Präferenz. ‚Intern‘ bezeichnet den Aufenthalt vor einem Hahn der eigenen Rasse, ‚extern‘ vor einem Hahn der Vergleichsrasse.

Holländer Haubenhuhn-Hennen bevorzugen signifikant ($p = 0,023$) die Nähe zu Holländer Haubenhuhn-Hähnen. Dies ist durch eine annähernd verdoppelte Aufenthaltszeit der Holländer Haubenhuhn-Hennen vor den Hähnen der eigenen Rasse gekennzeichnet. Entsprechende Werte sind der Tabelle 18 zu entnehmen. Eine solche Präferenz ist nicht auf Seiten der goldfarbigen Italiener-Hennen zu finden. Die

Aufenthaltszeit dieser ist nahezu identisch bei Hähnen der eigenen und der Vergleichsrasse.

Tabelle 18: Statistisch relevante Werte aus dem Vergleich der Aufenthaltsdauern bei Holländer Haubenhühnern und goldfarbigen Italienern im Experiment zur sexuellen Präferenz

Rasse	Kategorie	Mittelwert in s	Standardabweichung	N	p-Wert
Holländer Haubenhuhn	Intern	548,36	279,78	20	0,023
	Extern	267,91	256,60		
Goldfarbige Italiener	Intern	438,41	163,69	18	0,969
	Extern	441,54	169,12		

Während die Aufenthaltszeiten eindeutig zu interpretieren sind, findet sich bei den Daten hinsichtlich der zurückgelegten Wegstrecke und der Anzahl der Besuche einzelner Quadranten kein signifikanter Unterschied. Es lässt sich weder bei Holländer Haubenhuhn-Hennen noch bei goldfarbigen Italiener-Hennen eine Präferenz innerhalb der oben genannten Variablen finden (Abbildung 27).

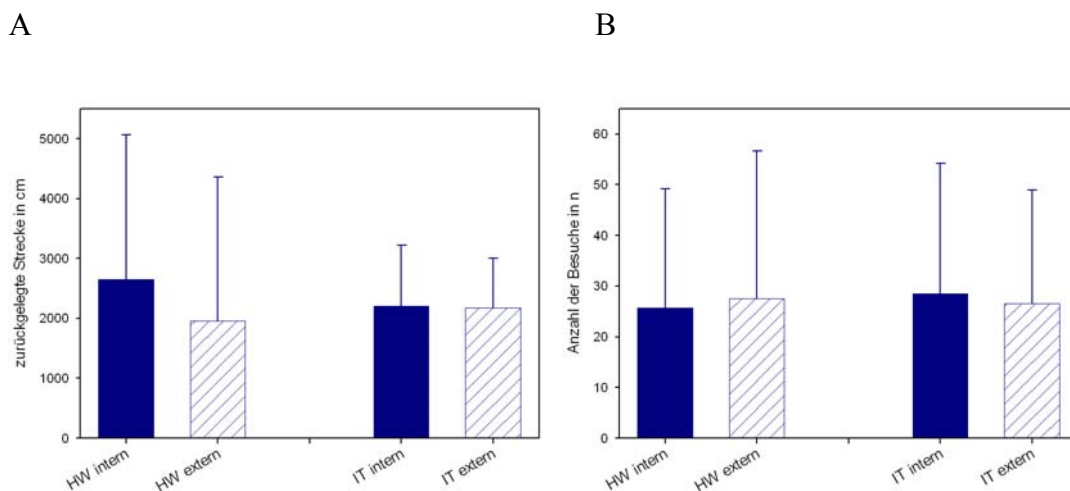


Abbildung 27: A. Die zurückgelegte Wegstrecke der Hennen in den Quadranten der Hähne ist zu sehen. B. Die Anzahl der Besuche eines Quadranten durch die Hennen ist dargestellt. ‚Intern‘ bezeichnet Ereignisse vor einem Hahn der eigenen Rasse, ‚extern‘ vor einem Hahn der Vergleichsrasse.

Die zurückgelegte Wegstrecke in den Quadranten der Hähne der eigenen, bzw. der Vergleichsrasse weist eine Tendenz zum Rasseinternen hin auf, d.h. Holländer Haubenhuhn-Hennen laufen tendenziell mehr in den Quadranten der rasseeigenen

Hähne umher. Diese Tendenz, wenngleich statistisch nicht nachweisbar, entspricht der ebenfalls längeren Verweildauer der Holländer Haubenhuhn-Hennen vor Hähnen der eigenen Rasse. Anders verhalten sich die Daten bei der Anzahl der Besuche pro Quadrant, bzw. Rasse. Dort ist keine Präferenz, weder rasseintern noch rasseextern, zu erkennen. Die Gegenprobe auf Präferenzen für einzelne Quadranten oder Blickrichtungen ist negativ ausgefallen.

3.4 Befruchtungs- und Schlupfraten der Zuchtgruppen

Die Beobachtungen zum Befruchtungs- und Schlupferfolg der F1-Generation aus gemischtrassigen Zuchtgruppen wurden im Verlauf der drei experimentellen Zyklen stetig intensiviert. Im ersten experimentellen Zyklus wurde nur eine gemischte Zuchtgruppe mit einem Hahn beobachtet, im zweiten Zyklus zwei Zuchtgruppen und im dritten Zyklus vier Zuchtgruppen. Auf diese Weise konnten rasseinterne und rasseexterne Verpaarungen bei Holländer Haubenhühnern und bei der Vergleichsrasse registriert werden. Im Rahmen einer Querschnittsstudie werden die Befruchtungs- und Schlupfraten von reinrassigen und rassefremden Verpaarungen verglichen, die aus den gemischtrassigen Zuchtgruppen resultieren.

3.4.1 Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn Classic

Für den ersten experimentellen Zyklus mit einer Zuchtgruppe, bestehend aus 1,5 Holländer Haubenhühnern und 0,5 Lohmann Selected Leghorn Classic, können ausschließlich Befruchtungsquoten angegeben werden, da die Bruteier nicht bis zum Schlupf inkubiert wurden. Bei der Rasse Lohmann Selected Leghorn, auf deren Seite die Entstehung von Kreuzungstieren zu erwarten ist, dient die Befruchtungsrate der gekauften Bruteier zu Beginn des experimentellen Zyklus als Referenzgröße (Grundpopulation). Die korrespondierenden Werte sind in Tabelle 19 zusammengefasst.

Tabelle 19: Befruchtungsquoten bezogen auf die Eieinlage aus der gemischtrassigen Zuchtgruppe mit Holländer Haubenhuhn-Hahn und Lohmann Selected Leghorn Classic-Hennen.

Lohmann Selected Leghorn Classic	Eieinlage	Befruchtungsquote	p-Wert
Inkubation Grundpopulation	71	92,96%	0,0314
Inkubation Zuchtgruppe	128	80,47%	

Der Vergleich der Befruchtungsquoten der Lohmann Selected Leghorn Eier zeigt einen signifikanten Unterschied ($p = 0,0314$). Dieses Ergebnis bedeutet, dass die Befruchtungsquote bei einer rasseexternen Verpaarung von Lohmann Selected Leghorn Classic (in diesem Fall mit einem Holländer Haubenhuhn-Hahn) signifikant geringer ist, als es die Befruchtungsquote innerhalb der Rasse Lohmann Selected Leghorn ist (Zukauf der Bruteier zu Beginn des experimentellen Zyklus). In der beobachteten gemischten Zuchtgruppe war nur ein Hahn vorhanden, der zur Rasse Holländer Haubenhuhn gehörte. Auf diese Weise kamen auf Seiten der Lohmann Selected Leghorn ausschließlich rasseexterne, auf Seiten der Holländer Haubenhühner ausschließlich rasseinterne Verpaarungen zustande.

3.4.2 *Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Classic*

Im zweiten experimentellen Zyklus konnten zwei gemischtrassige Zuchtgruppen etabliert werden. Die Gruppen bestanden aus je 0,5 Holländer Haubenhühnern und 0,5 Lohmann Brown Classic Hennen. Zu einer Gruppe wurde ein Holländer Haubenhuhn-Hahn, zur anderen Gruppe ein Lohmann Brown Classic-Hahn gesellt. In beiden Rassen konnte es sowohl zu reinrassigen, als auch zu rassefremden Verpaarungen kommen. Die daraus resultierenden Daten sind in Tabelle 20 erfasst.

Tabelle 20: Befruchtungs- und Schlupfraten bezogen auf die Eieinlage aus den gemischtrassigen Zuchtgruppen mit Holländer Haubenhühnern und Lohmann Brown Classic.

Rasse	Verpaarung	Eieinlage	Befruchtungsquote	p-Wert	Schlupfquote	p-Wert
Lohmann Brown Classic	reinrassig	178	95,51%	0,8689	73,03%	0,7245
	rassefremd	164	95,73%		70,73%	
Holländer Haubenhuhn	reinrassig	118	61,02%	<0,000	56,78%	<0,000
	rassefremd	73	93,15%		87,67%	

Der Vergleich der Befruchtungs- und Schlupfquoten bei den Lohmann Brown Classic bei reinrassigen und bei rassefremden Verpaarungen lieferte keine statistisch signifikanten Ergebnisse. Auf Seiten der Holländer Haubenhühner lässt sich eine statistische Signifikanz sowohl bei der Befruchtungsquote ($p \leq 0,0000$) als auch bei der Schlupfquote ($p \leq 0,0000$) wieder finden. In Anbetracht der Rohdaten spricht dieses Ergebnis für einen signifikant größeren Befruchtungs- und Schlupferfolg bei rassefremden Verpaarungen.

Es schlüpften nicht aus allen befruchteten Eiern auch Küken. Die Ursachen hierfür wurden in drei Kategorien eingeteilt 1. Abgestorben: die Küken sind in der zweiten Hälfte der Inkubation abgestorben. Dies war durch eine geringe Embryo-Größe und einen zurückgebliebenen Entwicklungsstand gekennzeichnet. 2. Dottersack nicht eingezogen: die Küken blieben vor dem Schlupf stecken und zeigten nach dem Aufpräparieren der Eier einen noch nicht eingezogenen Dottersack. 3. Steckengeblieben: die Küken blieben im Ei stecken, ohne dass eine Ursache benannt werden konnte.

Tabelle 21: Eieinlage und beobachtete Ursachen für die Schlupfergebnisse bei Holländer Haubenhühnern (HW) und Lohmann Brown Classic (BL). Die dargestellten Werte sind auf die prozentualen Differenzen zwischen Befruchtungs- und Schlupfquote (vergleiche Tabelle 20) bezogen.

Rasse	Verpaarung	Eieinlage	Abgestorben	Dottersack n. eingezogen	Steckengeblieben (Ursache unbekannt)
BL	reinrassig	178	6,18%	14,05%	2,25%
	rassefremd	164	5,49%	18,90%	0,61%
HW	reinrassig	118	0,85%	3,39%	0%
	rassefremd	73	1,37%	4,11%	0%

Die Ursachen für die Schlupfverluste betragen bei reinrassigen und rassefremden Verpaarungen unterschiedliche Anteile. Keiner der Vergleiche zeigt eine statistische Signifikanz.

3.4.3 *Holländer Haubenhühner und goldfarbige Italiener*

Im dritten experimentellen Zyklus konnten vier gemischtrassige Zuchtgruppen am Wissenschaftlichen Geflügelhof etabliert werden. Eine Zuchtgruppe bestand aus 0,3 Holländer Haubenhühnern und 0,3 goldfarbigen Italienern. Zu diesen wurde in zwei Zuchtgruppen ein Holländer Haubenhuhn-Hahn und in den anderen beiden ein goldfarbiger Italiener-Hahn gesellt. Die Ergebnisse dieser Verpaarungen sind in Tabelle 22 zusammengefasst.

Tabelle 22: Befruchtungs- und Schlupfraten bezogen auf die Eieinlage aus den gemischtrassigen Zuchtgruppen mit Holländer Haubenhühnern und goldfarbigen Italienern.

Rasse	Verpaarung	Ei-einlage	Befruchtungsquote	p-Wert	Schlupfquote	p-Werte
Goldfarbiger Italiener	Reinrassig	116	54,31%	≤ 0,000	48,28%	≤ 0,000
	Rassefremd	179	4,47%		4,47%	
Holländer Haubenhuhn	Reinrassig	157	80,26%	≤ 0,000	73,89%	≤ 0,000
	Rassefremd	90	45,56%		43,33%	

Der statistische Vergleich der Befruchtungs- und Schlupfraten bei goldfarbigen Italienern mit reinrassigen und rassefremden Verpaarungen ist signifikant ($p \leq 0,000$). Dieser Unterschied geht auf eine höhere Befruchtungs- und Schlupfrate bei reinrassigen Verpaarungen zurück. Ein statistisch signifikanter Unterschied zwischen rasseinterner und rasseexterner Befruchtungs- und Schlupfrate ist ebenfalls bei den Holländer Haubenhühnern zu finden ($p \leq 0,000$). Auch bei Holländer Haubenhühnern ist der Befruchtungs- und Schlupferfolg bei reinrassigen Verpaarungen größer.

Tabelle 23: Eieinlage und beobachtete Ursachen für die Schlupfergebnisse bei Holländer Haubenhühnern (HW) und Lohmann Brown Classic (BL). Die dargestellten Werte sind auf die prozentualen Differenzen zwischen Befruchtungs- und Schlupfquote (vergleiche Tabelle 20) bezogen.

Rasse	Verpaarung	Ei- einlage	Abgestorben	Dottersack n. eingezogen	Steckengeblieben (Ursache unbekannt)
IT	reinrassig	116	0,00%	4,31%	1,72%
	rassefremd	179	0,00%	0,00%	0,00%
HW	reinrassig	157	2,55%	3,19%	0,64%
	rassefremd	90	1,11%	0,00%	1,11%

Der Vergleich der Prozentzahlen, die die Ursachen für die Schlupfverluste anzeigen, zeigte ein signifikantes Ergebnis auf. Bei den goldfarbigen Italienern bleiben signifikant mehr Küken mit einem noch nicht eingezogenen Dottersack im Ei stecken, wenn sie aus reinrassigen Verpaarungen stammen.

4 Diskussion

Die dargestellten Ergebnisse der Experimente sollen im Folgenden in den, in der Einleitung vorgestellten, theoretischen Hintergrund eingebettet werden. Die Einzelergebnisse werden zu diesem Zweck aufgearbeitet und erläutert. Die Diskussion folgt der Ontogenie des Individuums und wird sich letztendlich mit der Frage des taxonomischen Status beschäftigen.

4.1 Prägung

Die Prägung als ein Prozess der Verhaltensorientierung durch Lernen ist nicht artspezifisch. Lorenz (1935) untersuchte den Prozess der Prägung, indem er Graugansküken auf sich prägte und damit eine Folgereaktion auslöste, die sich auf seine Person bezog. Die hier dargestellten Beobachtungen zeigen, dass bei diesem Prozess keine Rassespezifität gegeben ist. Küken zeigen keine Präferenz in der Annäherung an Hennen der eigenen Rasse zu Beginn der Prägung.

4.1.1 Prägungspräferenz

Die Ergebnisse der Experimente zur Prägungspräferenz bei Holländer Haubenhühnern und den Vergleichsrassen spiegeln ein homogenes Bild wieder. Eine signifikante Rassenpräferenz der Küken ist nicht festzustellen (Tiemann et al., 2005a, b, 2006a, b, c). Dies gilt für die Fokusrasse Holländer Haubenhuhn ebenso wie für die Küken der Vergleichsrassen. Lohmann Selected Leghorn Classic, Lohmann Brown Classic und Küken der Rasse goldfarbiger Italiener zeigen keine Präferenz für Hennen der eigenen, bzw. der Vergleichsrasse. Auch wenn sich aus den Ergebnissen der Einzelerperimente teilweise Tendenzen ablesen lassen, so erlauben diese keine Diskussion auf einer statistisch gesicherten Basis.

Das hier eingesetzte experimentelle Design fragt nicht die Prägung als solche ab. Vielmehr versucht es, Prägungspräferenzen zu ermitteln, die sich durch die Interaktion von Küken und Henne ergeben. Der Prozess der Prägung ist grundlegend eine Interaktion mit Lerncharakter (ten Cate, 1989). Erst diese Interaktion führt zur Bildung eines sozialen Bandes zwischen Eltern und Jungtieren. Ein Experiment zur Überprüfung der Prägung, einer Form des assoziativen Lernens, erfordert eine Trainings- und eine

nachfolgende Testphase, in der die entstandenen Bindungen abgefragt werden. Die hier dargestellten Ergebnisse befinden sich auf der Trainingsebene und lassen keine Schlüsse auf die Spezifität des Mechanismus ‚Prägung‘ zu. Das experimentelle Design fragt eine grundlegende Präferenz ab. Eine generelle und evtl. genetisch determinierte Prägungspräferenz, die sich auf die eigene Rasse bezieht, ist nicht zu beobachten.

Im Vergleich von Holländer Haubenhühnern und Lohmann Selected Leghorn Classic bevorzugten die Holländer Haubenhuhn-Küken die Rasse, die ihnen auf der rechten Seite präsentiert wurde. In 13 von 21 Durchgängen wurden auf dieser Seite Lohmann Selected Leghorn Hennen präsentiert, die tendenziell von Holländer Haubenhuhn-Küken bevorzugt wurden. Auf diese Weise könnte sich dieser Nebeneffekt erklären lassen. In den folgenden beiden Experimentaljahren wurden die Konstellationen der Hennenpräsentation und der Blickrichtung des Kükens beim Einsetzen kontrolliert.

Im Vergleich der Holländer Haubenhühner mit den goldfarbigen Italienern zeigten die getesteten Küken zwar keine Rassenpräferenz, aber eine Präferenz für einen bestimmten Quadranten. Dieser lag gegenüber vom Zugang zum Raum und könnte auf eine initiale Fluchtendenz der Küken nach dem Einsetzen in die Arenamitte deuten. Durch die randomisierte Zuweisung der Hennen in die Präsentationsecken hat dieser Befund keine Auswirkungen auf die Ergebnislage, die in Bezug auf eine mögliche Rassenpräferenz diskutiert werden soll. Kampen & Vors (1992) haben zudem gezeigt, dass die Erinnerung an den Ort der Prägung von anderen Präferenzen überdeckt werden kann.

Holländer Haubenhuhn-Küken zeigen im Vergleich zu Lohmann Selected Leghorn Classic Küken und Lohmann Brown Classic Küken eine signifikant längere Verweildauer in der neutralen Startzone. Dies lässt sich entweder auf ein stärkeres Explorationsverhalten auf Seiten der wirtschaftlich genutzten Hühnerrassen oder auf eine länger anhaltende *tonic immobility*, d.h. eine Art Schreckstarre der Holländer Haubenhühner zurückführen.

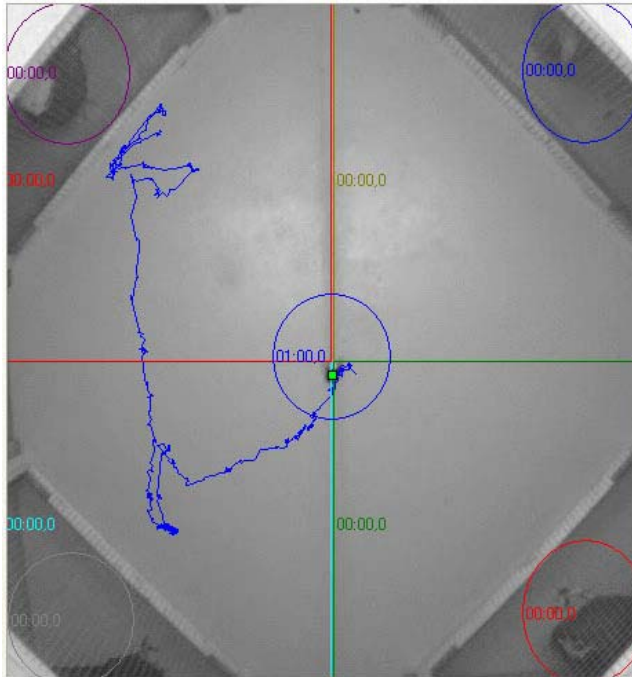


Abbildung 28: Screenshot des Bildausschnittes im Programm Viewer. Zu sehen ist der Aufbau des Experimentes zur Prägungspräferenz. In der Mitte befindet sich ein Holländer Haubenhuhn-Küken, die blaue Linie ist die zurückgelegte Wegstrecke. Die Einteilung der Bewegungsfläche in die vier Quadranten ist durch farbige Linien gekennzeichnet. Der blau umrandete Kreis in der Mitte stellt die neutrale Zone dar.

Ungeachtet der theoretischen Limitierung der Ergebnisse sind Bewegungsmuster der Küken in der Experimentalarena zu erkennen. Die Küken nähern sich den präsentierten Hennen und halten sich vor diesen länger als in der Startzone auf (Abbildung 28; blaue Linie). Teilweise wechseln die Küken von der einen Henne zur nächsten (Verlauf der blauen Linie), jedoch verbleiben viele Küken vor der zuerst besuchten Henne. Der experimentelle Aufbau führt zu einer Verhaltensantwort der Küken, wenngleich diese nicht art- oder rassespezifisch ist.

Collias (2000) konnte bei weißen Leghorn (ähnlich Lohmann Selected Leghorn Classic) am 1. Lebenstag bei Küken eine besonders hohe Attraktivität der parental Stimuli feststellen. Die Attraktivität bestand nicht nur in der Präsentation der Henne, sondern auch der gleichzeitigen Bewegung und Äußerung von Glucklauten. Ähnliche Beobachtungen finden sich bei ten Cate (1989), der die Attraktivität von Prägungsstimuli an Japanischen Wachteln *Coturnix coturnix japonica* untersuchte. Die größte Attraktivität besaßen lebende Hennen, im Vergleich zu ausgestopften Modellen, von denen sich einige künstlich bewegen ließen. Nicht nur die Bewegung der Henne führte zu diesem Ergebnis, sondern vielmehr die Interaktion, die zwischen lebender Stimulushenne und Testküken möglich war. Die Präsentation einer lebenden Henne

führte zu einer länger anhaltenden und stabileren Prägung auf Seiten des Kükens. Die Überlegenheit einer lebenden Henne als Prägungsstimulus setzt sich aus dem Antwortverhalten der Henne auf das Küken und dem multisensorischen Stimulus ‚Henne‘ zusammen. Die hier verwendete Präsentationsform von lebenden Hennen kommt den zuvor genannten Untersuchungsergebnissen entgegen und ermöglicht, die Ergebnisse in einen biologisch relevanten Zusammenhang zusehen. Küken reagieren intensiv auf die Bewegung der präsentierten Hennen, indem sie sich diesen annähern (persönliche Beobachtung). Die Bewegung der Hennen ist als primärer Wert des Prägungsstimulus anzusehen. Möglicherweise überdeckt die Reizstärke ‚Bewegung‘ vorhandene Präferenzen, die sich auf spezifische Verhaltensmuster oder das typische Aussehen der Hennen beziehen.

4.1.2 *Prädisposition der Prägungspräferenz*

Der Mechanismus, der den biologischen Wert einer artspezifischen Prägung sichert, ist die Prädisposition der Prägungspräferenz (Horn & McCabe, 1984). Sie ist vor allem bei Nestflüchtern von besonderer Bedeutung, da die Nachfolgereaktion gegenüber den Elterntieren bereits nach kurzer Zeit sichergestellt werden muss. Prädispositionen sind perzeptive Präferenzen, die sich ohne Erfahrung, jedoch nach einer unspezifischen Stimulation entwickeln (Johnson & Horn, 1988). Die Prädisposition bereitet die Prägung vor, indem sie eine Prägungsrichtung vorgibt (Bolhuis, 1999b). Die Prädisposition erstellt ein Suchbild, d.h. eine Merkmalskombination, auf die Lernvorgänge im Rahmen der Prägung abzielen (Horn & McCabe, 1984; Bolhuis & Hogan, 1999). Erst durch die Interaktion von Prädisposition und Prägung wird die Präferenz des Kükens individuell, d.h. auf eine individuelle Henne gerichtet.

Die Repräsentation der Henne kann im Laufe der Ontogenie generalisiert werden (Bolhuis, 1999b) und auf diese Weise das Sozial- und Sexualverhalten grundlegend prägen. Die bevorzugte Merkmalskonfiguration der Prädisposition ist die Kopf- und Nackenregion der Henne (Johnson & Horn, 1988). Die Gestaltung der Kopf- und Nackenregion beinhaltet rassetypische Merkmale. An dieser Stelle im gesamten Komplex von interagierender Prägung und Prädisposition wäre eine Rassespezifität möglich. Die dargestellten Daten des Exkurses mit Holländer Haubenhühnern und Lohmann Selected Leghorn Classic bieten keine statistische Grundlage zu einer derartigen Interpretation. Jedoch lässt sich bei den Holländer Haubenhuhn-Küken eine rasseinterne Tendenz erkennen (Abbildung 13). Denkbar wäre die Integration des

hervorstehenden morphologischen Charakters, der Haube, in das ‚Suchbild‘ der Prädisposition, d.h. in die Prägungspräferenz. Untersuchungen von Johnson & Horn (1988) sprechen gegen eine Spezifität in der Prädisposition. Hühnerküken konnten im Experiment unter Einbeziehung der Prädisposition auf einen natürlichen Feind des Haushuhns, das Frettchen *Mustela putorius*, geprägt werden. Zwar sind Kopf- und Nackenregion für eine adäquate Antwort des Kükens notwendig (Johnson & Horn, 1988), eine Art- oder sogar Klassenspezifität konnte nicht nachgewiesen werden.

Dem entgegen stehen die Befunde von Shapiro (1977) mit Pekingenten. Er konnte eine Präferenz der Pekingenten-Küken für Rouenenten feststellen und bezog diese Daten auf das der Stammform *Anas platyrhynchos* (Stockente) ähnlichen Gefieders. Hätte sich die selektive Züchtung nicht auf die visuellen Präferenzen für Prägungsauslöser (Ähnlichkeit zur Stammform) ausgewirkt, so könnten für den Vergleich von Holländer Haubenhuhn und goldfarbigen Italiener andere Ergebnisse erwartet werden. Das Gefieder der goldfarbigen Italiener ähnelt dem der Stammform der Haushühner, dem Bankivahuhn. Eine generelle Präferenz, d.h. ein beständiges und genetisch determiniertes Suchbild für morphologische Merkmale der Stammart hätten eine rasseexterne Präferenz bei Holländer Haubenhühnern provozieren müssen. Dies entspricht nicht den hier gewonnenen Daten und kann die These der ‚attraktiven Stammform‘ im Rahmen der Prägung nicht bestätigen (vergleiche hierzu Herre & Röhrs, 1990).

4.1.3 Hirnanatomie und Verhalten bei Holländer Haubenhühnern

Die hirnanatomischen Besonderheiten der Holländer Haubenhühner (Frahm & Rehkämper, 1998; Rehkämper et al., 2003; vergleiche Abbildung 2 dieser Arbeit) sind vor allem im Rahmen der Prägung von besonderer Bedeutung. Nach der Prägung sind im Mesopallium intermediomediale (IMM) (vergleiche Reiner et al., 2004) Veränderungen auf neuronaler Ebene zu verzeichnen (McCabe & Horn, 1988). Aufgrund von Läsionsstudien vermuten Horn & McCabe (1984), dass komplexe Objekte wie ein ausgestopftes Huhn anders verarbeitet, bzw. an einem anderen Ort gespeichert werden, dass aber Verbindungen ins IMM bestehen.

Ein Exkurs zur Überprüfung der Prägung vier Wochen nach dem Experiment zur Prägungspräferenz (vergleiche 2.5 und 3.1.4) hat eine signifikante Stetigkeit der individuellen Rassenpräferenz bei Holländer Haubenhühnern gezeigt. Küken dieser Rasse suchten vier Wochen nach der Prägung in 75% der Beobachtungen die gleiche

Rasse auf, bei der sie auch im ersten Experiment die meiste Zeit verbrachten, jedoch nicht dieselbe Henne. Dieses Verhalten, die nicht bei goldfarbigen Italienern zu beobachten war, könnte in einem direkten Bezug zur Vergrößerung und der möglicherweise gesteigerten Kapazität des IMM stehen.

Rassespezifische Prägungspräferenzen konnten bei keiner der untersuchten Rassen aufgedeckt werden (Tiemann et al., 2005a, b, 2006a, b, c). Die Küken orientieren sich überwiegend an der Bewegung des Prägungsstimulus. Die Henne bietet jedoch morphologische Merkmale in der Kopf- und Nackenregion an, die rassetypisch sind. Möglicherweise überdeckt die Präferenz der Bewegung andere, mögliche Orientierungsstrategien der Küken.

4.2 Sozialpräferenzen

Die sozialen Präferenzen der Rassen wurden in einem *open field* Aufbau beobachtet. Beobachtungen der Tiere in der gemischten Aufzuchtgruppe ließen darauf schließen, dass sich distinkte Gruppen bilden. Diese Beobachtungen können mittels der Vermessung von Individualabständen quantifiziert werden (siehe Suarez & Gallup, 1983). Aus der Beobachtung der Aufzuchtgruppe werden geringere Individualabstände innerhalb der Rassen als zwischen Individuen verschiedener Rassen erwartet. Untersuchungen zur räumlichen Nutzung und Verteilung von Hühnergruppen wurden von Taylor & Sulckin (1964) durchgeführt. Diese Verhaltensanalysen bekamen durch die steigende Nutzung des Wirtschaftsgeflügels grundlegende Bedeutung, da Aussagen über das Raumnutzungsverhalten Rückschlüsse auf Mindestanforderungen in der Haltung der Tiere zuließen (Keeling & Duncan, 1989; Keeling, 1995). Rassespezifische Unterschiede konnten bei Schafen (Arnold & Maller, 1985) und Hühnern (Keeling & Duncan, 1991) beobachtet werden, jedoch ohne die Einbindung in den hier diskutierten theoretischen Hintergrund der Evolution im Hausstand.

4.2.1 Interindividuale Abstände

Die homogenen Ergebnisse der drei durchgeführten Vergleiche lassen Rückschlüsse auf die sozialen Präferenzen der Rassen zu. Rasseinterne Abstände zwischen Hennen differierten in allen Vergleichen signifikant von den gemessenen rasseexternen

Abständen (Tiemann, 2005a, b, 2006a, c). Hennen einer Rasse standen näher zusammen, d.h. besaßen geringere Individualdistanzen im Vergleich zu Abständen zwischen Tieren verschiedener Rassen. Es bilden sich distinkte Gruppen, die den Rassen entsprechen und sich durch geringere Individualdistanzen auszeichnen. Die Beobachtungen der Aufzuchtgruppe in der Forschungsvoliere konnten auf diese Weise experimentell quantifiziert und bestätigt werden. Obwohl alle Tiere gemeinsam aufgezogen wurden, zeigt die Vermessung der Individualabstände eine rasseninterne Präferenz der Hennen an.

Eine mögliche Beeinflussung der Ergebnisse kann durch zwei verschiedene Verhaltenskomponenten geschehen. Zum einen lässt *tonic immobility* Individuen in fremden Situationen unbeweglich sein (Jones, 1986), zum anderen führt Explorationsverhalten zu Bewegungsfreudigkeit (Vaisanen & Jensen, 2003). Für diese gegensätzlichen Phänomene gibt es keine direkten Nachweise in der hier vorgestellten Studie. Hohe Standardabweichungen in den Abstandsmessungen weisen auf ein hohes Bewegungspotential hin (Abbildung 29). Dieser Befund weist ein hohes Explorationsverhalten der Individuen hin und schließt größere Effekte der *tonic immobility* aus. *Tonic immobility*, falls vorhanden, kann nur Effekte auf die Quantität der Ergebnisse haben, jedoch keine auf die hier generell dargestellte Qualität.

Ebenso beeinflusst das *social reinstatement* Verhalten die Individuendistanzen (siehe 1.3) und ist genetisch veranlagt, so dass es entsprechend züchterisch beeinflusst werden kann (Francois et al., 1999). Diese Verhaltenskomponente könnte ebenfalls die gemessenen Individualdistanzen beeinflussen haben. Francois et al. (1999) zeigten jedoch, dass nach der 6. Lebenswoche der Japanischen Wachteln keine signifikanten Unterschiede der Individualdistanzen in den Selektionslinien mehr erkennbar waren. Aufgrund dessen war ein möglicher Einfluss auf die hier erstellten Daten zeitlich limitiert.

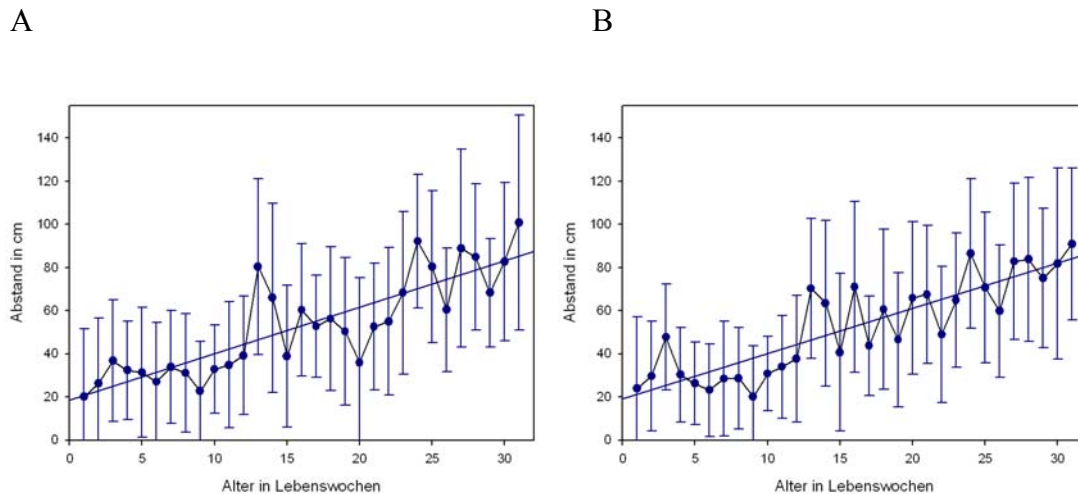


Abbildung 29: Abstandmessungen im Jahr 2005. A. Entwicklung der Abstände innerhalb der Rasse Holländer Haubenhuhn. B. Entwicklung der Abstände der Rassen goldfarbiger Italiener. Angegeben sind Mittelwerte der rasseinternen Abstände, die darauf beruhende Regressionsgerade und die Standardabweichungen.

Die großen Standardabweichungen sind ein Zeichen für die Aktivität der Tiere und damit ein Zeichen für ein reliables Experimentaldesign, obwohl die für die Durchführung des Experimentes genutzte Arena mit einer Grundfläche von 3,24 m² nur begrenzten Raum für die Interaktionen der Hühner bot. Die Aktivität der Hennen ist abhängig von dem zur Verfügung stehenden Platzangebot (Keeling, 1994). Diese physische interagiert mit der sozialen Raumanforderung und äußert sich dann in den gemessenen Individualdistanzen. Zu Beginn der Aufzeichnungen, also im Kükenalter, war ein Zusammenhalt der Gruppe deutlich erkennbar, und zwar unabhängig von der Rassenzugehörigkeit. Dieser Zusammenhalt könnte im Verlauf der Ontogenese der Individuen von anderen Verhaltensparametern grundlegend beeinflusst worden sein, indem weitere Variablen wie ‚Dominanz‘ und ‚Exploration‘ mit dem Sozialverhalten der Tiere zunehmend stärker interagierten. Trotz der Limitation der zur Verfügung stehenden Fläche konnten signifikante Unterschiede in den Abstandsmessungen verschiedener Rassen aufgezeigt werden. Ähnliche Beobachtungen in einem semi-natürlichen Rahmen konnten Keeling & Duncan (1991) mit Legehennen und Zwerghühnern machen. Auf einem fast 9000 m² großen Gelände beobachteten sie, dass sich zwei distinkte Gruppen bildeten, die je aus einer Rasse bestanden. Die Zwerghühner bildeten eine zusammenhängende Gruppe, deren Interindividualdistanzen geringer waren, als die der Legehennen. Diese Distanzen waren nicht abhängig von Aktivitätsmustern. Von den hier dargestellten Daten kann ebenfalls angenommen werden, dass sie die sozialen Beziehungen der Individuen direkt wiedergeben.

4.2.2 Individualerkennung

Eine soziale Hierarchie setzt eine Individualerkennung voraus (Hale, 1956). In der Beschreibung des Sichtfeldes des Huhns von Dawkins (1995) ist das kurzsichtige, untere frontale Gesichtsfeld zuständig für die Wahrnehmung im sozialen Bereich. Die Individualerkennung ist an eine maximale Distanz von 30 cm gebunden. Bis zu einer Distanz von 120 cm können im lateralen Gesichtsfeld Artgenossen von Predatoren unterschieden werden (Dawkins, 1995). Die visuellen Merkmale der Wahrnehmung im sozialen Bereich haben Guhl & Ortman (1953) und Candland (1969) untersucht. Durch Manipulationen des Gefieders und der weiteren Körperanhänge, wie Kamm und Kehllappen, konnten die Merkmale bestimmt werden, die für eine Individualerkennung notwendig sind. Zwar führten auch Veränderungen des Kopf- und Nackengefieders zum Verlust der Individualerkennung, aber der Kamm spielt in diesem Zusammenhang eine zentrale Rolle. Holländer Haubenhühner besitzen keinen Kamm, dennoch konnte eine lineare Hackordnung nachgewiesen werden (Großmann, 2005). Candland (1969) zeigte, dass der Kamm zwar besonders gut eine Individualerkennung zuließ, aber dass Schnabel und Kehllappen ebenfalls genutzt wurden. Möglicherweise haben Holländer Haubenhühner andere Strategien in der Individualerkennung erlernt oder orientieren sich zusätzlich an dem rassetypischen Merkmal ‚Haube‘. Diese Merkmale oder Strategien sind noch unbekannt.

Kendrick (1990) zeigte auf elektrophysischer Ebene bei Schafen, dass Neuronen im temporalen Cortex selektiv auf Bilder von Schafen reagieren. Diese physiologische Basis der individuellen Erkennung ist spezialisiert auf das Detektieren von Hörnern und deren Länge und ermöglicht bei Schafen die Kategorisierung der Artgenossen in ‚eigene‘ und ‚fremde‘ Rasse. Diese neuronale Ebene der Rassenerkennung ist ebenfalls bei Hühnern denkbar. Für die Erkennung bieten sich rassespezifische Merkmale wie Kammform, Gefiederfarbe, oder eben auch Haubenstruktur, an. Ob eine solche Adaptation bei Holländer Haubenhühnern vorliegt, ist nicht bekannt. Die Plasizität und Flexibilität dieses Mechanismus konnte Kendrick (1990) beeindruckend nachweisen. In Anpassung an die Domestikation konnte Kendrick (1990) Neuronen diagnostizieren, die auf Menschen und Schäferhunde reagierten und aufgrund dessen eine entsprechend schnelle und adäquate Antwort zuließen. Eine schnelle und adäquate Antwort ist möglicherweise im Hausstand von selektivem Vorteil.

Gleichzeitig können Schafe den Bekanntheitsgrad mit ebenfalls spezialisierten Neuronen feststellen (Kendrick, 1990). Der Bekanntheitsgrad der Hennen untereinander

ist ein wesentlicher Punkt in der Individualerkennung (Potter, 1949). Auch für diesen neuronalen Mechanismus ist eine Integration in das Normalverhalten der Hühner denkbar. Die soziale Vertrautheit zwischen Hennen beeinflusst den Abstand (Lindberg & Nicol, 1996). Hat eine Henne die Wahl zwischen dem Aufenthalt bei bekannten, bzw. unbekanntem Hennen, so wird sie die Nähe der bekannten Hennen suchen (Bradshaw, 1992).

Die Individualerkennung von rassefremden Hennen wurde von Potter & Allee (1953) untersucht. Bei gemischtrassigen Gruppen kommt es zu einer Unterscheidung von Rassen, aber nicht von einzelnen Individuen (Potter & Allee, 1953). Das Erscheinungsbild anderer Rassen wird mit der Erfahrung generalisiert. Vorherige Interaktionen zwischen Tieren verschiedener Rassen beeinflussen auf diese Weise spätere Begegnungen. Hale (1956) setzte diesem Befund eigene Beobachtungen entgegen. Er beschrieb, dass das Erkennen einer Rasse durch intensivere und vor allem variable Erfahrungen zur Individualerkennung werden kann. Ob eine Individualerkennung von rassefremden Tieren oder eine Rassengeneralisierung im Rahmen dieser Studie stattgefunden hat, kann nicht nachgewiesen werden. Die Notwendigkeit des intensiven Kontakts wurde durch die beschriebenen Haltungsmöglichkeiten gewährleistet, so dass keine direkten Einflüsse auf die gemessenen Individualdistanzen zu erwarten sind.

Distanzen zwischen Hühnern sind eine Balance zwischen Anziehung und Abstoßung durch die Individuen, die auf dem sozialen Rang in der Hackordnung basieren (Keeling & Duncan, 1989; Lindberg & Nicol, 1996). Schjelderup-Ebbe (1922) hat ausführlich die Hackordnung unter Hühnern beobachtet und beschrieben. Er stellt die Anlagen zur sozialen Gliederung als genetisch prädisponiert dar. Diese genetische Grundlage gibt auf dem Hintergrund der selektiven Rassenzüchtung Möglichkeiten zur Modifizierung.

4.2.3 *Verhältnisse der Rassen zueinander*

Borowicz & Graves (1986) testeten Bankiva-Hennen und weiße Leghorn bezüglich ihrer sozialen Präferenzen. Dabei zeigten weiße Leghorn Präferenzen für die eigene Rasse und nicht für das Bankiva-Huhn. Diese Untersuchungsergebnisse unterstützen die hier vorgestellten Befunde, obwohl ihre Stimulus- und Testhennen in einer rassehomogenen Gruppe aufgewachsen waren. Die Trennung von genetisch begründeten und umweltbedingten Präferenzen ist in ihrer Studie nicht möglich. In dem

hier vorgestellten experimentellen Design ist deshalb großer Wert auf eine gemischtrassige Aufzucht mit denselben Umweltbedingungen gelegt worden.

Potter (1949) beobachtete genetisch korrelierte Unterschiede in der natürlichen Dominanz zwischen verschiedenen Rassen. Weiße Leghorn ‚hielten zusammen‘ (Potter, 1949) und waren im Vergleich mit anderen Rassen meist dominanter. Da Dominanz durch aggressives Verhalten gekennzeichnet ist, könnte im Fall der weißen Leghorn auch eine gesteigerte Aggressionsbereitschaft vorliegen. Im Gegenteil dazu waren braune Leghorn meist am Ende der Dominanzhierarchie angesiedelt (Potter, 1949). Dominanzverhältnisse zwischen Rassen sind auch nach Hale (1956) denkbar, konnten von ihm aber nicht in Gruppen nachgewiesen werden, die mehr als 15 Tiere umfassten. Aufgrund dessen wird für die hier durchgeführte Studie ein Einfluss von rassespezifischen Dominanzen nicht erwartet. Implikationen für die Abstandsmessungen im *open field* ergeben sich deshalb aus diesen Untersuchungen nicht. Es ist möglich, dass Dominanzbeziehungen zwischen den Tieren rasseunabhängig vorlagen. Untersuchungen von Guhl (1953) konnten Hierarchien von bis zu 96 Tieren zeigen, jedoch ohne die individuellen Beziehungen aufzuzeichnen. Durch die pseudorandomisierte Auswahl der Hennen für die wöchentlich einmaligen Beobachtungen und die hohe Anzahl, bzw. den häufigen Einsatz individueller Hennen immer wieder neuen Konstellationen sind qualitative Einflüsse auf die hier dargestellten Daten nicht zu erwarten.

Abstandsmessungen zwischen Individuen verschiedener Rassen wurden von Winfield & Mullaney (1973) und Arnold & Maller (1985) bei Schafen angefertigt. Da australische Corridale Schafe enger beieinander standen als Australische Merinos, vermuteten auch sie genetische Korrelate (Walser et al., 1981). Die Interindividualdistanzen waren zusätzlich durch individuelle Beziehungen geprägt. Diese Aussagen wurden durch Mench & Keeling (2001) bestätigt, die ähnliche Beobachtungen bei Legehennen und Zwerghühnern machten. Distanzen setzten sich aus einer Individualdistanz, die z.B. vom sozialen Status abhängig ist, und einer Sozialdistanz zusammen, die rassetypisch ist. Die Ergebnisse von Arnold & Maller (1985) sind deckungsgleich mit den hier vorgestellten rassespezifischen Distanzen und den distinkten Verteilungen der Hennen.

Die Bildung von distinkten Gruppen bestätigte sich in der Vermessung der Individualabstände der Hennen im *open field*. Die rasseinternen Abstände unterschieden

sich innerhalb der untersuchten Rassen signifikant von den rasseexternen Abständen zwischen Individuen unterschiedlicher Rassenzugehörigkeit (Tiemann et al., 2005a, b, 2006a, c). Die Sozialen Präferenzen, die Individualabstände zwischen Hennen beeinflussen, beziehen sich auf Individuen der eigenen Rasse.

4.3 Sexualpräferenzen

Die sexuellen Präferenzen der hier beobachteten Hühnerrassen sind nicht homogen und bedürfen einer einzelnen Betrachtung. Zunächst soll das Bewegungsbild der Henne in der *multi choice* Arena beschrieben werden.

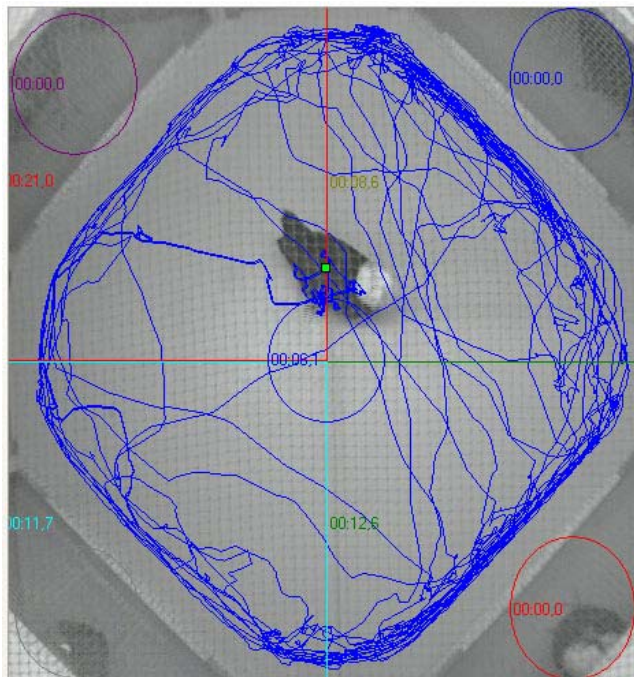


Abbildung 30: Screenshot des Bildausschnittes im Programm Viewer während des Experimentes zur sexuellen Präferenz bei Hennen gegenüber Hähnen der eigenen und der Vergleichsrasse. In der Mitte befindet sich eine Holländer Haubenhuhn-Henne, die blaue Linie ist die zurückgelegte Wegstrecke. Die Einteilung der Bewegungsfläche in die vier Quadranten ist durch farbige Linien gekennzeichnet. Der blau umrandete Kreis in der Mitte stellt die neutrale Zone dar.

Die Henne konnte sich im Experiment frei zwischen den präsentierten Hähnen in der Arena bewegen. Die zurückgelegte Laufstrecke ist als blaue Linie in Abbildung 30 zu erkennen. Stärkere Blauzeichnungen lassen sich auf überlagerte Wegstrecken zurückführen, die den längeren oder häufigeren Besuch eines Quadranten, bzw. eines

Hahnes anzeigen. Die Wahl der Henne wird durch die Länge des Aufenthaltes in einem bestimmten Quadranten angegeben.

4.3.1 *Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn Classic*

Im Vergleich der Rassen Holländer Haubenhuhn und Lohmann Selected Leghorn Classic lassen sich signifikante Präferenzen auf Seiten der Holländer Haubenhühner, jedoch nicht bei den Lohmann Selected Leghorn Classic finden. Holländer Haubenhuhn-Hennen bevorzugen tendenziell Lohmann Selected Leghorn Hähne.

Im ersten Jahr konnten Holländer Haubenhühner durch die ständige Aktion der Artgenossen keine vollständige Haube ausbilden. Unter Berücksichtigung der theoretischen Ausführungen und Anmerkungen unter 4.2.2 zum Thema Individualerkennung, kann das Ergebnis des Experimentes zur sexuellen Präferenz berechtigt kritisiert werden. Die Präferenz der Holländer Haubenhuhn-Hennen für die Lohmann Selected Leghorn Classic kann im Sinne einer sensorischen Neigung (Ryan, 1990) oder der Indikatortheorie (Zuk et al., 1990) diskutiert werden.

Das besondere rassetypische Merkmal der Holländer Haubenhühner ist die Federhaube. Sollten Holländer Haubenhühner ein Konzept (vergleiche Dawkins, 2001) für ihre Artgenossen aufgrund der Federhaube oder anderer rassetypischer, morphologischer Merkmale besitzen, dann wurden diese nicht durch die Hähne der Rasse repräsentiert. Die signifikante Präferenz der Lohmann Selected Leghorn Classic-Hähne durch die Holländer Haubenhuhn-Hennen könnte deshalb auf ein Fehlen typischer Hähne der eigenen Rasse zurückzuführen sein. Diese Erklärung bietet einen wichtigen Hinweis auf die Haube als Merkmal, auf dem eine rassespezifische Präferenz basiert. Gleichzeitig unterstützt diese Überlegung die Bedeutung der hirnmorphologischen Vergrößerungen, die sich vor allem auf jene Strukturen beziehen, die für kognitive Prozesse verantwortliche gemacht werden. Ein kognitiver Vorgang wäre die Erstellung eines ‚Suchbildes‘ für das Vorhandensein einer Haube innerhalb der innerartlichen Erkennung.

Ein weiterer Gedankengang stützt sich auf die besondere Rolle von Kopfpunkten bei Hühnern, vor allem des Kammes, im Sinne der Indikatortheorie (Zuk et al., 1990). Indikatoren, die das Vorhandensein ‚guter Gene‘ anzeigen, sind die Basis dieses Wahlmechanismus (Fisher, 1930; Zahavi, 1975; Zuk et al., 1990). Entsprechende Beobachtungen konnten an Guppies durchgeführt werden, bei denen Weibchen Männchen bevorzugten, deren Färbung einen Kontrast zum Hintergrund boten und als

Indikator für den Ernährungszustand und damit für Vitalität standen (Andersson, 1994; Houde, 1997). Ebenso zeigten Zuk et al. (1990), Johnson et al. (1993) und Parker & Ligon (2003), dass die Partnerwahl bei Bankivahühnern auf morphologische Kriterien, wie z.B. die Kammgröße, zurückzuführen sind, die als Indikator der Gesundheit, des Dominanzpotentials, und damit der ‚guten Gene‘ zu sehen ist. Entsprechend der Untersuchungen von Johnson et al. (1993), Parker & Ligon (2003) und Møller (2005) besitzen die sekundären Geschlechtsmerkmale bis auf den Kamm und die Kehllappen nur eine geringe Erbllichkeit, aber eine im Sinne der *good genes* Theorie hohe konditionsabhängige und schnell veränderbare Variabilität. Anhand der Farbe und Textur des Kammes können Gesundheit und Dominanzpotential des Hahnes erkannt werden. Holländer Haubenhühner besitzen keinen Kamm und Hennen deswegen keinen Indikator für die genannten Konditionen. An diese Stelle könnte die Haube der Holländer Haubenhuhn-Hähne getreten sein. Das Vorhandensein einer vollen und intakten Haube mit gut ausgebildeten Federn könnte den Hennen als Indikator für die Qualität des Hahnes dienen. Die Beeinträchtigung der Haubenstruktur im vorliegenden Experiment könnte von den Experimentalhennen als negativer Indikator betrachtet worden sein. Auch auf diesem Hintergrund ließe sich die rasseexterne Präferenz der Holländer Haubenhuhn-Hennen deuten. Beide Erklärungsansätze schließen einander nicht aus und sind als Interpretationsmöglichkeiten der vorliegenden Daten zu verstehen.

4.3.2 Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Classic

Im Vergleich der Holländer Haubenhühner mit der Rasse Lohmann Brown Classic wurden signifikante Präferenzen festgestellt. Die Lohmann Brown Classic Hennen bevorzugten signifikant die Nähe der Hähne der eigenen Rasse. Durch die zusätzlich ausgewerteten Variablen ‚zurückgelegte Wegstrecke‘ in und ‚Anzahl der Besuche‘ eines Quadranten sind weitere Aussagen zu den gezeigten Präferenzen möglich. Während beide Variablen die Präferenz der Lohmann Brown Classic-Hennen für eigene Hähne unterstützen, geben die Holländer Haubenhuhn-Hennen ein diesbezüglich heterogenes Bild ab. Sie legen zwar in den Quadranten der Lohmann Brown Classic-Hähne eine der Aufenthaltsdauer signifikant längere Wegstrecke zurück, die Anzahl der Besuche der Quadranten weist jedoch keine Präferenz auf. Holländer Haubenhuhn-Hennen besuchen gleichhäufig Quadranten, in denen Hähne der Vergleichsrasse und in denen Hähne der eigenen Rasse präsentiert werden, blieben aber zwischen den

Wechseln länger in einem Quadranten der Vergleichshähne. Ursachen, hierfür sind nicht bekannt, da keine Aufzeichnungen über die Verhaltensweisen und deren Quantität der Hähne geführt wurden.

Die Präferenz der Lohmann Brown Classic-Hennen für Hähne der eigenen Rasse bestätigen die Untersuchungsergebnisse von Lill (1968a, b). Er untersuchte braune Leghorn-Hennen und beschreibt ebenfalls eine Präferenz der Hennen für Hähne der eigenen Rasse. Heterosexuelle Kontakte der Hennen fördern diese rassespezifische Präferenz ebenso, wie Erfahrungen mit anderen Rassen. Lill (1968b) schreibt: ‚Thus it can be concluded that only *specific* (i.e. own-strain, heterosexual) experience results in the significant expression of homogamy in the adult Brown Leghorn female.‘ (S. 142). Diese Präferenz basiert seiner Meinung nach auf einer genetischen Basis und wird durch Erfahrungen verstärkt. Da seine Aufzucht und Haltung der Experimentaltiere jedoch im Wesentlichen nach Rassen getrennt stattfand, können genetische Basis und Umwelteinflüsse (nature – nurture Problematik) nicht differenziert werden. Dieser Aspekt ist in der vorliegenden Studie optimiert worden. Die Übereinstimmung der Daten aus den Beobachtungen von Lill (1968a, b) und den hier vorliegenden Daten weisen auf die Reliabilität des experimentellen Designs hin. In dem hier durchgeführten Experiment werden Präferenzen der Hennen in Bezug auf die präsentierten Hennen abgefragt.

Für die Balz typische Verhaltensmuster, wie das Flügelklatschen, der Kratzfuß (engl. *waltz*) und das Futterlocken werden von den Hähnen in Anwesenheit der Hennen gezeigt. Die Futterlockrufe, die zu einer Annäherung der Hennen führen, konnten außerhalb des Experimentalraumes wahrgenommen werden. Bei den insgesamt fünf präsentierten Hähnen jeder Rasse ist nicht auszuschließen, dass die Stellung in der Rangordnung der Hähne das präsentierte Verhalten beeinflusst hat. Da direkte Interaktionen zwischen Henne und Hahn im Experiment nicht möglich waren, sind mögliche Effekte in der Quantität und nicht in der Qualität der Ergebnisse denkbar. Nach Lill & Wood-Gush (1965) ist das Balzverhalten des Hahnes nicht ausschlaggebend für eine erfolgreiche Paarung, sie vermuten eher Unterschiede in der Gefiederfarbe etc. die zu sexuellen Präferenzen führen. Dieser Befund ist den Ergebnissen der von Potter & Allee (1953) durchgeführten Beobachtungen zur Wahrnehmung von Rassen ähnlich und unterstützt gleichzeitig die Reliabilität des hier angewandten experimentellen Designs.

Hennen vermeiden nach Guhl et al. (1945) grobe und sexuell hyperaktive Hähne. Vorerfahrungen der Hennen in der gemischtrassigen Gruppe dieser Studie sind nicht auszuschließen, aber unwahrscheinlich. In diesem Fall würden beide Rassen gleichermaßen beeinflusst. Im Sinne der *female choice* bieten sich die Hennen den Hähnen durch Hinhocken an (Lill & Wood-Gush, 1965). Dieses Hinhocken der Henne, die Paarungseinladung, konnte in der Arena nicht beobachtet werden.

4.3.3 Holländer Haubenhühner und goldfarbige Italiener

Im Vergleich der Rassen Holländer Haubenhuhn und goldfarbiger Italiener zeigen Holländer Haubenhuhn-Hennen eine signifikante Präferenz für Hähne der eigenen Rasse (Tiemann et al., 2006b). Goldfarbige Italiener-Hennen zeigen keinerlei Tendenz oder Präferenz gegenüber den präsentierten Hähnen. Diese Ergebnisse werden auf Seiten der Holländer Haubenhühner durch eine tendenziell längere Wegstrecke vor den Hähnen der eignen Rassen gestützt.

Eine Basis der Partnerwahl durch die Hennen ist die Morphologie der Hähne. Diesbezügliche Vermutungen zur Nutzung von *visual cues*, d.h. visuell sichtbaren physischen Merkmalen, äußerten auch Lill & Wood-Gush (1965), die ebenfalls nicht-zufällige Verpaarungen unter verschiedenen Hühnerrassen beobachteten. Weiße Leghorn präferierten weiße Leghorn, braune Leghorn präferierten braune. Die Präferenzen der braunen Leghorn hielten ebenfalls einzelne (wirtschaftlich genutzte) Linien distinkt und waren auch auf Seiten der Hähne vorhanden.

Leonard & Zanette (1998) und Millman & Duncan (2000) weisen sowohl Morphologie als auch Verhalten als Basis der *female choice* durch Haushuhn-Hennen aus. Ein im Rahmen dieser Studie durchgeführter Exkurs zur Präferenz bei Hähnen der Rassen Holländer Haubenhuhn und goldfarbiger Italiener mit einer geringen Individuenanzahl zeigte allerdings keine signifikanten Unterschiede in der Aufenthaltsdauer der Hähne vor den präsentierten Hennen. In den Beobachtungen von Lill & Wood-Gush (1965), Truax & Siegel (1982) und Millman & Duncan (2000) lassen sich Hinweise darauf finden, dass Präferenzen von individuellen Erfahrungen abhängig sind. Das Wissen um diese Abhängigkeit führte in der hier vorgestellten Studie zur gemeinsamen Aufzucht und Haltung der Tiere.

Das Ergebnis, dass Holländer Haubenhuhn-Hennen Hähne der eigenen Rasse im Vergleich mit goldfarbigen Italienern bevorzugen, steht den Diskussionen um die Attraktivität der Stammform entgegen. Die dem Bankivahuhn ähnliche Gefiederfarbe

der goldfarbigen Italiener hätte im Sinne dieser These zu einer Präferenz der Hennen für Hähne dieser Rasse führen müssen. Dies ist nicht der Fall, im Gegenteil zeigen sich signifikante Präferenzen der Holländer Haubenhuhn-Hennen für Holländer Haubenhuhn-Hähne. Die vermeintliche sexuelle Attraktivität der Stammform gegenüber der domestizierten Art wird als Argument gegen eine fortgeschrittene Artbildung unter den Bedingungen des Hausstandes verwendet (Bohlken, 1961; Lill & Wood-Gush, 1965; Herre & Röhrs, 1990). Die hier vorgestellten Ergebnisse können dieses theoretische Argument durch die hier beobachtete und quantifizierte, rasseinterne Präferenz der Holländer Haubenhuhn-Hennen widerlegen. Bei freiwilliger Partnerwahl zeigen sich bei Holländer Haubenhühner Präferenzen (Tiemann et al., 2006b), die nicht zu einer Fortpflanzungsgemeinschaft mit dem, der Stammart Bankivahuhn ähnlichen, goldfarbigen Italiener führen.

4.3.4 Reproduktive Isolation

Die theoretisch unbegrenzte Fortpflanzung innerhalb einer Art kann und wird durch Isolations- und Selektionsmechanismen eingeschränkt. Ein ethologischer Isolationsmechanismus ist die nicht-zufällige Verpaarung von Individuen, die auf Präferenzen (meist) beim wählenden Geschlecht beruhen. Es kommt zum *assortative mating*, zur Verpaarung von sich ähnelnden Individuen, oder zum *disassortative mating*, zur Verpaarung von (morphologisch) ungleichen Geschlechtspartnern. Innerhalb dieser Studie ist das *assortative mating* von besonderem Interesse.

Warren & Kilpatrick (1929), die eigentlich eine Studie zur Befruchtung bei Haushühnern durchführten, beschrieben als Nebeneffekt, dass es zu bevorzugten Verpaarungen kam. Drei Jersey-Giants Hennen ließen sich nicht von einem einzelnen weißen Leghorn-Hahn treten. Drei weitere Hennen dieser Rasse hatten nur wenig Nachwuchs mit diesem Hahn. Ähnliche Beobachtungen konnten sie mit Rhodeländer-Hennen und einem Brahma-Hahn machen. Ihren Beobachtungen zufolge gehen Unterschiede in der Paarungshäufigkeit eher auf die Henne als auf den Hahn zurück (siehe Guhl et al., 1945), wobei die Paarungsinitiative von den Hähnen ausgehen soll. Die Antwort der Hennen kann neutral, negativ (entfernt sich) oder positiv (bietet sich an) sein. Diese Antworten implizieren eine Komponente der Distanz, die in den hier vorgestellten *multi choice* Experimenten berücksichtigt wurde, indem die Anwesenheit der Henne vor einem Hahn durch den Aufenthalt im korrespondierenden Quadranten quantifiziert wurde.

Auch die Daten von Fisher & Hale (1957) weisen auf ein *assortative mating* hin. Die von ihnen beobachteten Hähne zeigten gegenüber Hennen der eigenen Rasse mehr sexuelle Antworten, als zu Hennen anderer Rassen. Allerdings bezogen sich die Präferenzen auf Hennen, mit denen die Hähne aufgewachsen waren. Deshalb kann nicht zwischen einer Präferenz für die eigene Rasse oder einer Präferenz für bekannte Hennen unterschieden werden. Diese Unterscheidung und damit die Möglichkeit, kausale Zusammenhänge besser zu erkennen, ist in dem hier vorgestellten Experimentaldesign möglich. Fisher & Hale (1957) postulieren, dass der Auslöser des Sexualverhaltens die eigene Art sein sollte, bzw. muss. Die hier wiedergegebenen Daten zur sexuellen Präferenz bei Haushühnern implizieren, dass nicht nur artspezifische Auslöser notwendig sind, sondern ebenso rassetypische.

Die erlernte Arterkennung bei Guppies in Verbindung mit Paarungspräferenzen haben Magurran & Ramnarine (2004) untersucht. Bei allopatrisch verbreiteten Guppies konnten im Experiment keine Paarungspräferenzen beobachtet werden, während sympatrisch vorkommende Arten Präferenzen für die eigenen Artgenossen zeigten. Diese Präferenz kann in allopatrischen Guppyarten innerhalb von einer Woche durch Erfahrung modifiziert werden, wenn beide Arten experimentell zusammen gehalten werden. Ein Bezug zu den hier durchgeführten Experimenten besteht insofern, als dass die Rassen normalerweise (beim Züchter) getrennt gehalten werden und im Sinne von Magurran & Rammarine (2004) folglich keine rassspezifischen Präferenzen zu finden sein sollten. In dem hier vorgestellten experimentellen Aufbau wachsen alle Hühner gemeinsam auf, so dass mindestens von einer erlernten, wenn nicht sogar von einer genetisch fixierten Präferenz ausgegangen werden kann.

Nicht-zufällige Paarungen von Geschlechtspartnern werden auch von anderen Tierarten berichtet. Klingt (1980) konnte nachweisen, dass bei *Anas platyrhynchos* die Paarungspartnerwahl der Erpel durch Enten an der Gefiederfarbe orientiert ist. Durch *Kasper-Hauser* Experimente schloss Klingt (1980) auf einen hohen genetisch determinierten Anteil, da auch Enten ohne vorherige Erfahrungen mit Erpeln ‚normal‘ gefärbte Erpel bevorzugten. Keine Präferenzen konnte er bei weißen Pekingenten nachweisen und begründet dieses Ergebnis mit der selektiven Züchtung, die eine fehlende Selektivität in der Paarungspartnerwahl begünstigen würde. Gegen dieses Argument sprechen die hier vorgestellten Daten (Tiemann et al., 2006b), die eine Paarungspartnerpräferenz bei einer vergleichbar lang isolierten und selektierten Rassengruppe, den Holländer Haubenhühnern, aufzeigen.

Ein nicht-zufälliges Paarungsverhalten ist auch von verwilderten Tauben (Johnston & Johnson, 1989) und Zebrafinken (Clayton, 1990) bekannt. Während sich Tauben an der Größe und der Gefiederfarbe des potentiellen Partners orientieren, so tun dies die Zebrafinken auf der Basis der Brustbefiederung und des Gesanges. Ebenso berichtet Roulin (1999) von nicht zufälligen Verpaarungen bei der Schleiereule *Tyto alba*, die ihnen bekannte Gefiedermuster bevorzugten. Sossinka (1982) berichtet von Ringschlägern, bei denen eine Präferenz für ein Verhaltensmerkmal existiert. Ringschläger sind Spielflugtauben, bei denen der Täuber mit klatschenden Flügelschlägen über der Täubin einen oder mehrere Ringe fliegt. Dieses Verhalten unterliegt der künstlichen Selektion durch den Züchter. Täubinnen präferieren (ebenfalls) laut klatschende Täuber.

Eine Abhängigkeit der Partnerwahl durch die Weibchen vom Gefiederphänotyp konnten auch Truax & Siegel (1982) bei Wachteln aufzeigen. Die männlichen Wachteln wählen Weibchen, die ihnen in der Gefiederfarbe ähneln, mit denen sie Vorerfahrungen gemacht haben oder die eine der Stammform entsprechend dunklere Gefiederfarbe besitzen. Diesem letzten Befund widersprechen Borowicz & Graves (1986), die bei domestizierten Hühnern Präferenzen für ebenfalls domestizierte dokumentieren konnten.

4.3.5 Sexuelle Präferenzen

Lande (1981) befasste sich intensiv mit der Koevolution von weiblichen Paarungspräferenzen und männlichen sekundären Sexualmerkmalen. Diese Koevolution ist vor allem in polygamen Paarungssystemen vorhanden, in denen das männliche Geschlecht nur genetisches Material weitergibt, ohne in direktem, fürsorglichen Kontakt zur F1-Generation zu stehen. Diese Voraussetzungen sind bei Hühnern gegeben, so dass eine theoretische Diskussion über den Zusammenhang von männlichem sekundären Geschlechtsmerkmal und weiblicher Präferenz für dieses Merkmal möglich ist. Im Besonderen wird hier der Situation bei Holländer Haubenhühnern Rechnung getragen, in der Annahme, dass Holländer Haubenhuhn-Hennen u.a. eine Präferenz für die ausladende Federhaube der Hähne besitzen (vergleiche Abbildung 4).

Die genetische Variation, die in der initialen Population vorhanden ist, ermöglicht der sexuellen Selektion die Einflussnahme auf den Phänotyp. Ungeachtet einer stabilisierenden natürlichen Selektion kann es zu einem *runaway* Prozess in den Paarungspräferenzen kommen (Fisher, 1930). Die sexuelle Selektion hat dabei einen

großen Einfluss auf den Paarungserfolg. Lande (1981) formalisiert den Zusammenhang zwischen männlichem sekundären Sexualmerkmal z und weiblicher Präferenz y mit $\psi(z|y)$, wobei ψ die relative Präferenz des Weibchens für das männliche Merkmal sei. Lande (1981) nimmt für y , der weiblichen Präferenz, keinen Selektionsdruck an, da sich y als korrelierte Antwort auf die Selektion des z , des männlichen Merkmals, entwickelt. Das Merkmal z und die sexuelle Präferenz y sind genetisch und im Sinne der *runaway* Hypothese, positiv korreliert. Diese Korrelation resultiert laut Lande (1981) notwendiger Weise aus dem nicht-zufälligen Verpaaren.

Uy und Borgia (2000) weisen daraufhin, dass die Hypothese der Artbildung durch sexuelle Selektion, u.a. *female choice*, nur schwer von anderen Alternativen zu trennen ist, da Merkmalsdivergenzen im männlichen Geschlecht auch erst nach Erreichen des Artstatus aufgetreten sein können. Ein Nachweis der direkten Verbindung zwischen Artbildung und weiblicher Partnerwahl ist nach Uy und Borgia (2000) durch den Vergleich zweier Populationen des Hüttengärtners *Amblyornis inornatus* möglich, zwischen denen große Unterschiede in der Laubendekoration durch die Männchen und der entsprechenden Präferenzen auf Seiten der Weibchen bestehen. Die maßgeblichen Veränderungen innerhalb der Grundpopulation führen die Autoren auf vergleichbar schnell entstandene (neue oder veränderte) weibliche Präferenzen zurück, die letztendlich in einer Isolation der Population durch eine selektive Partnerwahl resultieren.

Der beschriebene Zusammenhang von sekundären Geschlechtsmerkmalen der Männchen und sexuellen Präferenzen der Weibchen kann in das Domestikationsgeschehen eingebunden werden. Der Zugewinn an Fitness, den das Individuum durch die Anzahl der Nachkommen erfährt, ist abhängig von dem Zusammenspiel der sexuellen weiblichen Präferenz, dem zugehörigen männlichen Merkmal und notwendiger Weise der Präferenz des Züchters. Die Wahl des Paarungspartners durch die Henne ist im vornherein limitiert aufgrund der Auswahl der Zuchthähne durch den Züchter. Soll der Fitnessgewinn maximiert werden, so müssen Hennen- und Züchterpräferenz übereinstimmen. Die Henne hat die Wahl, den vorgegebenen Hahn zu akzeptieren (maximaler Fitnessgewinn) oder abzulehnen (kein Fitnessgewinn), wobei Zwischenstufen denkbar sind, die sich beispielsweise in der Paarungshäufigkeit widerspiegeln. Der Züchter orientiert seine Auswahl des Zuchthahnes am Rassestandard. Dadurch wird die weibliche Präferenz gleichzeitig zu einem Korrelat der künstlichen Selektion, indem sie die Ziele letzterer im Sinne eines

Rassestandard weitergibt. Nach Fisher (1930) etabliert sich eine Präferenz in einer Art inklusive der damit verbundenen Änderungen in den Genfrequenzen, wenn diese Präferenz von einem selektiven Vorteil ist. Dieser selektive Vorteil im geschilderten Modell mit Haushühnern liegt im Fitnessgewinn durch die Nachkommen in der F1-Generation.

Während Fisher (1930) die *runaway* Theorie beschrieben hat, in der die Kovariation von männlichem Merkmal und weiblicher Präferenz zu einem Selbstläufer wird, so beschreibt Zahavi (1975), wie gesteigerte Merkmale die Kondition des Individuums weiterhin anzeigen und nun im Sinne eines *handicaps* als Indikator für Vitalität dienen. Die Übertragung dieser Theorie auf die Haubenhuhn-Problematik ist insofern denkbar, als das die Ausbildung und Tragen der Haube einem *handicap* ähnlich ist und deshalb unter der Präferenz der Hennen steht. Die Koevolution von Merkmal und Präferenz ist spezifisch für die ökologische und soziale Umwelt des Individuums und kann nur in diesem Kontext erfolgreich sein (Badyaev & Qvarnström, 2002). Diese Aussage limitiert bzw. spezifiziert das Vorhandensein der Haube und die darauf ausgerichtete Präferenz auf die anthropogene Nische, die Holländer Haubenhühner im Rahmen der Domestikation besetzen.

Die genetische Kovariation von Merkmal und Präferenz wird von Price (1998) angezweifelt, und spielt in seinen Augen damit auch keine Rolle im Artbildungsprozess. Der Prozess der sexuellen Prägung sollte ausreichen, um selektiv auf das Paarungsverhalten wirken zu können (Irwin & Price, 1999; Price, 2002b). In der sexuellen Prägung lernt ein junger Vogel artspezifische Merkmale, die ihm ermöglichen, sich als adultes Tier mit einem Artgenossen zu paaren. Die sexuelle Prägung kann im Laufe der Ontogenie durch Erfahrungen mit anderen Arten oder Individuen modifiziert werden (Owens & Rowe, 1999). Eine endgültige Unterscheidung der gezeigten rasseinternen Präferenzen bei Holländer Haubenhühnern in eine genetisch prädisponierte, sexuell geprägte und / oder anschließend modifizierte Präferenz ist nicht möglich. Ungeachtet dieser Schwierigkeit findet ein selektives Paarungsverhalten statt und unterstützt die Trennung der Rassen.

Price (1998) liefert in diesem Zusammenhang der vorliegenden Arbeit einen Ansatz, um die Frage nach dem fehlenden Indikatormerkmal bei Haubenhühnern fortzuführen. Er geht davon aus, dass Weibchen versteckte Präferenzen besitzen, die bei zufälligen Mutationen auf Seiten der Männchen aufgedeckt werden. Die (künstliche) Etablierung einer Präferenz des Weibchens für ein solches neues Merkmal konnten Witte & Curio

(1999) und Plenge et al. (2000) bei Zebrafinken dokumentieren. In beiden Untersuchungen wurde ein künstliches Merkmal, eine angeklebte rote Feder auf dem Kopf, neu eingeführt und die Entwicklung der Präferenzen beobachtet. Weibliche Zebrafinken präferierten die modifizierten Männchen und etablierten auf diese Weise ein evolutionär neues Merkmal in der Population. Die gezeigte Präferenz wird auf die sexuelle Prägung zurückgeführt, die bei Nesthockern besonders deutlich ist. Auch Qvarnstrom et al. (2004) unternahmen den erfolgreichen Versuch, ein solches neues Merkmal an Wildvögeln, dem Halsbandschnäpper, einzuführen. Die Männchen wurden mit einem roten Streifen auf dem weißen Vorderkopf ausgestattet, um anschließend ihren Fortpflanzungserfolg zu beobachten. Den Anstieg der Verpaarungen von Weibchen mit ‚neuen‘ Männchen führen sie auf eine Interaktion einer bereits vorher existierenden sensorischen Neigung (Ryan, 1990) und dem assoziativen Lernen der Weibchen durch Vorerfahrungen (Weary et al., 1993) zurück. Die besondere Stellung der sexuellen Prägung, d.h. des assoziativen Lernens in den genannten Untersuchungen mit Zebrafinken ist im Rahmen der hier vorgestellten Studie nicht zu erwarten. Hühner sind im Gegensatz zu Zebrafinken Nestflüchter und werden nur selten als Naturbrut, d.h. mit Kontakt zur Parentalgeneration aufgezogen, da die Eier der Zuchtgruppen meist in der Brutmaschine inkubiert werden. Die biologische Relevanz der sexuellen Prägung auf die Eltern ist deshalb bei Hühnern nahezu auszuschließen und spielt im Rahmen dieser Studie keine wesentliche Rolle. Die Untersuchungen von Witte & Curio (1999), Plenge et al. (2000) und Qvarnstrom et al. (2004) zeigen jedoch einen möglichen Weg auf, wie es zur Etablierung eines neuen Merkmals in einer Population kommen kann.

Falls ein großer Kopfschmuck in Form eines Kammes ein reliabler Indikator für guten Gene ist, dann könnte die Überzeichnung dieses Merkmals in Form einer Haube ebenfalls Ansatzpunkt einer Präferenz sein. Gleichzeitig hat die Veränderung des Habitats (hier Domestikation, ‚menschliche‘ Nische) einen Einfluss auf die Zielrichtung der sexuellen Selektion (Price, 1998). Verpaarungen von Holländer Haubenhuhn-Hennen mit Hähnen, die dem Rassestandard und damit dem Zuchtziel des Züchters entsprechen, sind von selektivem Vorteil, weil auf diese Weise die individuelle *fitness* durch eine hohe Nachkommenzahl gesteigert werden kann. Ob diesem Vorgang eine genetische Determinierung und / oder ein Lernprozess zugrunde liegt, ist unabhängig vom selektiven Vorteil.

Das hier vorgestellt experimentelle Design der Studie, besonders die gemeinsame Aufzucht zweier Rassen, soll vor allem genetisch fixierte Präferenzen der Tiere

aufdecken. Eine Prägung auf Geschwister oder Lerneffekte in der Gruppe sind nicht auszuschließen. Beide Varianten, ob nun genetisch determinierte oder erlernte Präferenz, führen im Falle der Holländer Haubenhühner und der goldfarbigen Italiener zu einer reproduktiven Isolation der Rassen (Tiemann et al., 2006b).

4.4 Zuchtgruppen

Der Befruchtungs- und Schlupferfolg wurde in gemischtrassigen Zuchtgruppen protokolliert, in denen rasseinterne und rasseexterne Verpaarungen möglich waren. Diese Beobachtungen wurden in den drei aufeinander folgenden experimentellen Zyklen unterschiedlich intensiv betrieben.

4.4.1 Befruchtungs- und Schlupfquoten

Im ersten Jahr wurden Holländer Haubenhühner und Lohmann Selected Leghorn Classic zusammen aufgezogen und gehalten. Der Vergleich der Befruchtungsquote der Lohmann Selected Leghorn-Eier mit einem Referenzwert (vergleiche 3.4.1) wies auf eine niedrigere rasseexterne Befruchtungsquote hin, die statistisch relevant war.

Rassespezifische Präferenzen sind auf Seiten beider Geschlechter möglich. Beobachtungen von gemischtrassigen Gruppen weisen darauf hin, dass sich die Selektivität der Verpaarungen (auch) auf den Hahn zurückführen lassen (Lill, 1968a). Hähne treten ungerne, teilweise gar nicht schwerere Hennen (persönliche Kommunikation Hr. Speck, Freiburg). Diese Vermutungen werden durch die Beobachtungen von Warren & Kilpatrick (1929) mit schweren Jersey Giant-Hennen und einem leichteren Leghorn-Hahn bestätigt. Lohmann Selected Leghorn Classic-Hennen sind durch ihre Selektion auf eine frühe Eierproduktion schnellwüchsig und zum Zeitpunkt der Beobachtungen schwerer als Holländer Haubenhuhn-Hennen. Es wäre möglich, dass der Holländer Haubenhuhn-Hahn Verpaarungen mit den Lohmann Selected Leghorn-Hennen aktiv vermieden hat, zumal ihm weitere, rasseeigene Hennen zur Verfügung standen. Eine rasseinterne Präferenz ist auf Seiten der Lohmann Selected Leghorn-Hennen ebenso denkbar und nicht auszuschließen. Nach Mayr (1963) und Clayton (1990) können Hybriden entstehen, wenn sich der ‚sexuelle Antrieb‘ in Abwesenheit von arteigenen Geschlechtspartnern anhäuft. In der hier beschriebenen *no-choice* Situation ist es dennoch zu einer unterschiedlichen Befruchtungsquote gekommen, bei der rasseexterne Verpaarungen weniger erfolgreich waren. Eine

einseitige Rückführung dieses Ergebnisses auf die Hennen oder die Hähne ist nicht möglich.

Aufgrund dessen wurden im zweiten experimentellen Zyklus zwei gemischte Zuchtgruppen zum Vergleich etabliert, in denen Holländer Haubenhühner und Lohmann Brown Classic miteinander vergesellschaftet wurden. Auf Seiten der Lohmann Brown Classic sind keine Unterschiede in der rasseinternen und rasseexternen Befruchtungs- bzw. Schlupfquote auszumachen. Dieser Befund spricht gegen die Beobachtung, dass leichtere Hähne nicht oder nur selten schwerere Hennen treten (Warren & Kilpatrick, 1929), da hier rasseexterne Verpaarungen mit ein Holländer Haubenhuhn-Hahn und einer vermutlich schwereren Lohmann Brown Classic-Henne stattgefunden haben. Statistisch relevante Unterschiede der Befruchtungs- und Schlupfquote sind auch bei den Holländer Haubenhühnern zu finden. Bei ihnen kommt es zu einer höheren Befruchtungs- und Schlupfquote bei rassefremden Verpaarungen. Holländer Haubenhuhn-Hennen haben mit Lohmann Brown Classic-Hähnen eine erfolgreichere Nachzucht als mit Hähnen der eigenen Rasse. Diese Befunde erweitern die Sichtweise auf die Tendenz der sexuellen Präferenz der Holländer Haubenhühner für Lohmann Brown Classic-Hähne im *multi choice* Test. Sie spiegeln jedoch nicht die gezeigte rasseinterne Präferenz der Lohmann Brown Classic Hennen wieder.

Im Vergleich von Holländer Haubenhühnern und goldfarbigen Italienern können beidseitige rasseinterne Präferenzen herausgestellt werden. Beide Rassen zeigen in rasseeigenen Verpaarungen eine höhere Befruchtungs- und Schlupfrate und damit eine größere F1-Individuenzahl innerhalb der eigenen Rasse. In einer (künstlichen) sympatrischen Situation bilden sich distinkte Fortpflanzungsgemeinschaften, die zu einer reproduktiven Isolation der beiden Rassen führen.

Diese Beobachtungen sind nicht absolut, so dass es auf beiden Seiten zu Rassenkreuzungen kommt. Das Erscheinungsbild dieser Hybride ist intermediär und zeigt rassetypische Merkmale von Holländer Haubenhühnern und goldfarbigen Italienern.

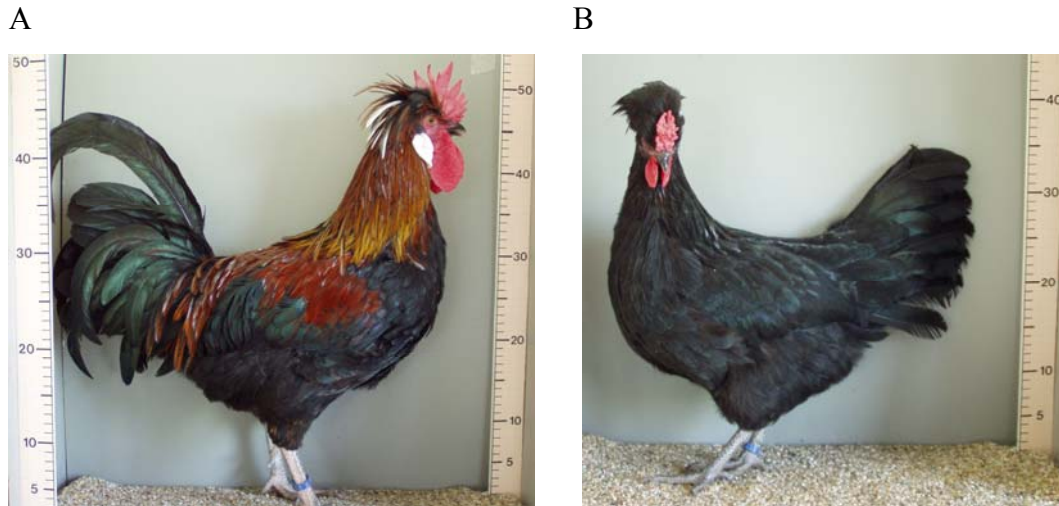


Abbildung 31: Kreuzungstiere aus der Verpaarung Holländer Haubenhuhn und goldfarbiger Italiener. A: Hahn, B: Henne

Beide Geschlechter zeigen einen Haubenansatz und komplexe Kammstrukturen, die individuell von Hörnerkämmen bis zu Becherkämmen variieren. Das Gefieder der Hähne gleicht dem der goldfarbigen Italiener, während die Henne ein schwarzes Gefieder ähnlich zu dem Gefieder der Holländer Haubenhuhn-Hennen aufweist.

4.4.2 *Reproduktive Isolation*

Während genotypische Adaptationen über Generationen hinweg entstehen, finden phänotypische im Individuum statt und können beispielsweise zu einer Paarungspartnerpräferenz auf Seiten der Weibchen führen (Price & King, 1968). Diese Adaptationen können in einer Synchronisierung von Züchter- und Hennenpräferenz resultieren (siehe 4.3.5).

Die Einteilung der Isolationsmechanismen wird in prä- und postzygotische Mechanismen vorgenommen. Einige dieser Mechanismen können auf dem hier dargestellten Datenhintergrund diskutiert werden.

Tabelle 24: Einteilung der Isolationsmechanismen (modifiziert nach Maynard Smith, 1989 und Sperlich, 1973)

Zeitpunkt	Definition	Status
Präzygotische oder vor der Paarung eingreifende Mechanismen	Geographische Isolation	Gegeben durch rassendistinkte Haltung
	Sexuelle oder ethologische Isolation	Gegeben durch unterschiedlichen Paarungserfolg*
	Mechanische Isolation	Möglicherweise gegeben durch unterschiedliche Körpergröße*
	Gametische Isolation	Nicht untersucht*
Postzygotische oder nach der Paarung eingreifende Mechanismen	Hybridletalität, -schwäche	Nicht untersucht*
	Hybridsterilität	Beobachtung steht noch aus
	Hybrid-Zusammenbruch	Beobachtung steht noch aus

*Isolierungsmechanismen können in der vorliegenden Studie nicht differenziert werden und würden zu einem identischen Ergebnis führen.

Eine wie auch immer geartete Isolation unterbindet den Genfluss zwischen zwei Arten. Eine räumliche Isolation ist beim Rassegeflügel durch die getrennte Haltung der Rassen gegeben. Die sexuelle Isolation, mit der Sperlich (1973) eine ethologisch basierte Isolation beschreibt, wird durch rasseinterne Präferenzen in einer *multi choice* Situation angezeigt. Während Sperlich (1973) Unterschiede im Paarungsverhalten postuliert, spezifiziert Maynard Smith (1989) die ethologischen Faktoren und spricht auch Signale an, die in der Erkennung von potentiellen Paarungspartnern von Bedeutung sind. Darin schließen Irwin & Price (1999) auch Ergebnisse der sexuellen Prägung mit ein. Ein mögliches rassespezifisches Signal bei den Holländer Haubenhühnern konnte die Federhaube sein (vergleiche 4.2.2, 4.3.1). Wood-Gush (1989) geht sogar davon aus, dass unter Domestikationsbedingungen schneller Isolationsmechanismen entstehen, die auf Verhalten beruhen. Im Rahmen der mechanischen Isolation ist es möglich, die Beobachtungen zu Größenunterschieden der Rassen und deren Einfluss auf das Paarungsverhalten zu beschreiben. Eindeutige Hinweise lassen sich der hier vorgestellten Studie nicht entnehmen. Die gametische Isolation und eine mögliche Hybridletalität im Zygotenstadium kann nicht dokumentiert werden. Unterscheidungen zwischen unbefruchteten Eiern und einer früh abgestorbenen Zygote oder eines

abgestorbenen Embryos wurden nicht durchgeführt. Daten zur Fertilität und Vitalität von Rassekreuzungen stehen noch aus. Die *reinforcement*-Hypothese nimmt eine präzygotische Isolation als selektiv begünstigt an, wenn Hybriden eine eingeschränkte Fertilität oder Vitalität besitzen. Diese Hypothese kann auf Domestikationsbedingungen übertragen werden, in denen Hybriden bzw. Rassekreuzungen nicht vom Züchter gewollt und damit ausselektiert werden. Deshalb sollte auch im Hausstand die Selektion gegen unbeabsichtigte Kreuzungstiere wirken, da diese dem Individuum keinen Fortpflanzungsvorteil im Sinne einer großen Nachkommenanzahl verschaffen.

Levene (1949) schlägt die Berechnung eines Isolationsindex I durch die folgende Formel vor, welche auf die vorliegende Arbeit angepasst wurde:

$$I = \frac{P_{HWI} + P_{ITI} - P_{HWE} - P_{ITE}}{P_{HWI} + P_{ITI} + P_{HWE} + P_{ITE}} \quad (1)$$

P_{HWI} sind rasseInterne Verpaarungen der Holländer (Weiß-) Haubenhühner,

P_{HWE} sind rasseExterne Verpaarungen der Holländer (Weiß-) Haubenhühner,

P_{ITI} sind rasseInterne Verpaarungen der goldfarbigen Italiener,

und P_{ITE} rasseExterne Verpaarungen der goldfarbigen Italiener.

Werden für P die Anzahl der geschlüpften Küken entsprechend der rasseinternen und rasseexternen Verpaarungen eingesetzt, dann folgt

$$I = \frac{116 + 56 - 39 - 8}{116 + 56 + 39 + 8} \quad (2)$$

$$I = 0,64 \quad (3)$$

Der Isolationsindex, der das Maß der sexuellen Isolation angibt, beträgt 0,64 für die Rassen Holländer Haubenhuhn und goldfarbiger Italiener. Sperlich (1973) schreibt: ‚Ist I gleich 0, besteht keine, wird I größer 0, besteht eine sexuelle Isolation, die bei $I = 1$ vollkommen ist (etwas zwischen zwei Arten).‘ (S. 62). Untersuchungen an *Drosophila paulistorum*, bei der eine geographische Verteilung verschiedener Rassen bekannt ist, haben in der experimentellen Zusammenführung der Populationen Isolationskoeffizienten von 0,85 für sympatrisch vorkommende und von 0,67 für allopatrische Populationen erbracht. Die bereits diskutierte räumlich getrennte Haltung von Haustierrassen, die der Allopatrie entspricht, wird durch die ähnlichen Isolationskoeffizienten im Vergleich zur Untersuchung bei *Drosophila* gestützt. Die höheren Isolationskoeffizienten in Sympatrie werden durch die Risikominimierung der Hybridisierung selektiv bevorzugt. Damit lässt sich für die beiden Rassen Holländer Haubenhuhn und goldfarbiger Italiener, bei einem Isolationsindex 0,64, eine sexuelle Isolation annehmen, die die Hypothese der Artbildung im Hausstand unterstützt.

Rolán-Alvarez & Caballero (2000) haben den Isolationskoeffizienten weiterentwickelt und schlagen *pair total index* vor, der sich aus dem *sexual isolation index* und dem *sexual selection index* zusammensetzt. Die Vorteile bestehen in der möglichen Unterscheidung von dem Ergebnis der sexuellen Isolation und dem zugrunde liegenden Mechanismus der sexuellen Selektion. Diese Unterscheidung ist jedoch nur in Experimenten möglich, in denen gleich viele Weibchen und Männchen beider Arten, bzw. Rassen zu Verfügung stehen. Dies ist in den hier zusammengestellten Zuchtgruppen nicht der Fall, so dass entsprechend der Forderungen von Rolán-Alvarez & Caballero (2000) nur der *pair total index* (Gleichung 4, die Originalindices wurden für diese Studie angepasst) theoretisch belastet werden kann.

$$PTI_{HWI} = \frac{(HWI)S}{AA' * t} \quad (4)$$

$$= 2,119$$

Für die weiteren Möglichkeiten ergeben sich entsprechend

$$PTI_{HWE} = 0,712 \quad (5)$$

$$PTI_{ITI} = 1,023 \quad (6)$$

$$PTI_{ITE} = 0,146 \quad (7)$$

Wobei S die Gesamtzahl der erwarteten Paare auf der Basis der Populationshäufigkeiten ist. Für den hier untersuchten Fall ist

$$S = (AA') + (AB') + (BA') + (BB') \quad (8)$$

$$= 96$$

A und B geben die Anzahl der Hähne wieder, die für beide Rassen je 2 beträgt, da je zwei identische Zuchtgruppen mit einem Holländer Haubenhuhn-Hahn, bzw. einem goldfarbigen Italiener-Hahn bestückt waren. A' und B' geben die Anzahl der Hennen an, die je Rasse 12 betrug, da in jeder der vier Zuchtgruppen 3 Hennen einer Rasse untergebracht waren.

Die Variable t gibt die Gesamtzahl der kopulierenden Paare wieder.

$$t = 219 \quad (9)$$

Nicht nur die Indizes wurden entsprechend der hier beobachteten Rassen und Verpaarungen angepasst. Da Kopulationen bei Hühnern auch ohne Spermientransfer und / oder Befruchtung stattfinden, wurden in den hier aufgeführten Berechnungen die Anzahl der reinrassigen Küken, bzw. die Anzahl der Küken eingesetzt, die aus Rassenkreuzungen stammten.

Die Verwendung des *pair total index* wurde mit anderen Möglichkeiten der Berechnung von Isolationskoeffizienten verglichen und hat sich durchgesetzt (Rolán-Alvarez, 2004; Pérez-Figueroa et al., 2005; Noor & Ortíz-Barrientos, 2006). Rolán-Alvarez & Caballero (2000) testen den *pair total index* mit Daten aus der Untersuchung von Hollocher et al. (1997), die Paarungspräferenzen und Paarungserfolg zwischen verschiedenen Populationen von *Drosophila melanogaster* experimentell festgestellt haben. Werte des *pair total index* über 1 zeigen ein Übermaß an Verpaarungen an, die in dem hier untersuchten Fall bei den rasseintenen Verpaarungen bei Holländer Haubenhühnern ($PTI_{HwI} = 2,119$) und goldfarbigen Italienern ($PTI_{ItI} = 1,023$) zu finden sind. Das Übermaß bezieht sich auf das Verhältnis von beobachteten und den zu erwartenden Verpaarungen, die sich aus der Häufigkeit der Phänotypen in der Population ergeben. Entsprechend zeigen Werte unter 1 an, dass weniger Verpaarungen stattgefunden haben, als auf dem Hintergrund der Populationsstruktur zu erwarten gewesen wäre. Diese Aussage trifft bei beiden rasseexternen Berechnungen zu.

Zum einen konnte mit dem Isolationsindex (Levene, 1949) eine Isolation der Rassen Holländer Haubenhuhn und goldfarbiger Italiener berechnet werden, der mit Vergleichsdaten von allopatrisch verbreiteten *Drosophila paulistorum* übereinstimmt. Zum anderen konnte mit dem *pair total index* von Rolán-Alvarez & Caballero (2000) die Isolation der Rassen auf dem Hintergrund der zu erwartenden Nachkommen bestätigt werden.

4.4.3 (verborgene) Partnerwahl durch Weibchen

Auch wenn im sozialen System der Hühner Dominanzen der Hähne und erzwungene Kopulationen vorkommen können, führen Hennen aktiv *female choice* durch (Thornhill, 1988). Auch in anderen Untersuchungen (Birkhead, 1998; Birkhead & Møller, 1992) zeigt sich, dass letztendlich die Hennen die Häufigkeit und den Erfolg der Kopulation bestimmen. Sie kontrollieren ob ein Kloakenkontakt und ein Spermientransfer überhaupt zustande kommen, bzw. geben ‚ungewolltes‘ Ejakulat mit den, Faeces wieder ab. Somit kann diese Form der sexuellen Selektion auch nach der Insemination stattfinden (Pizzari et al., 2002).

Diese Untersuchungsergebnisse waren der Grund dafür, dass im Rahmen dieser Studie keine Kopulationen oder sexuellen Verhaltensweisen quantifiziert wurden, sondern die Befruchtungs- und Schlupfquoten bzw. die Anzahl der Nachkommen als Datenmatrix z.B. für die Berechnung der Isolationskoeffizienten verwendet wurden (siehe 4.4.2).

Die Strategien der Hähne, die sich auf die Zeit nach der Insemination beziehen, beinhalten die Variabilität der abgegebenen Spermienmenge und der Qualität des abgegebenen Spermas (Pizzari et al., 2002). Es kommt zu einer strategischen Sperma-Zuteilung in Abhängigkeit der Präferenzen des Hahnes und der Ausprägung des Wettstreits der Hähne um den Fortpflanzungserfolg in einer Gruppe (Pizzari et al., 2003). In den einzelnen gemischtrassigen Zuchtgruppen wurde nur ein Hahn eingesetzt, so dass keine direkte kompetitive Situation zwischen mehreren Hähnen zustande kam. Die Zuchtgruppen waren in benachbarten Gehegen untergebracht, durch deren Abzäunung ein Blickkontakt zwischen den Hähnen möglich war. Möglicherweise reicht dieser indirekte Kontakt für ein Konkurrenzverhalten der Hähne aus.

Zudem bieten die Untersuchungen von Pizzari et al. (2002) die Möglichkeit, Präferenzen der Hähne in die Überlegungen zu Spermienkonkurrenz mit einzubinden. Hähne können die Menge des abgegebenen Spermas in Abhängigkeit von der zu erwartenden F1-Qualität (Pizzari et al., 2003). Hähne geben besonders viele Spermien bei Hennen ab, die große Käämme besitzen, die wiederum für ein überragendes elterliches Investment in Form großer Eidotter stehen. Gage (2003) weist auf den adaptiven Charakter der limitierten Spermienabgabe hin, bei der für jede Paarung eine Kosten-Nutzen-Rechnung ausgetragen wird. In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, an welchen Ornamenten sich Hähne orientieren, die mit Holländer Haubenhühnern konfrontiert werden. Möglicherweise wird die Struktur und Kondition der Haube als Indikator verwendet (vergleiche 4.3.5). Rasseinterne Präferenzen könnten bei entsprechenden Verpaarungen zu einer größeren Abgabe von Spermien führen. Die Ergebnisse der hier vorgestellten Studie lassen zwar keine Aussagen zu dieser Problematik zu, die Überlegungen zur Spermienkonkurrenz können jedoch in die Gesamtdiskussion um eine potentielle reproduktive Isolation der Rassen mit eingebunden werden.

Zuk et al. (1990) bestätigen weiter, dass gewaltsame Kopulationen meist erfolglos bleiben. Dies lässt sich laut Eberhard (1996) auf *cryptic female choice* zurückführen, wobei das Weibchen das Sperma des aktuellen Männchens wieder abgeben kann und damit eine Präferenz für das Sperma eines bestimmten Hahnes zeigen kann. Diese Abgabe des Spermas geschieht aktiv durch die Henne (Pizzari & Birkhead, 2000). Phänotypische Merkmale, wie z.B. der soziale Status, können das Ausstoßen des Spermas durch die Henne erklären. Hennen legen mehr befruchtete Eier, wenn eine Akzeptanz für den Partner vorliegt (Birkhead, 1998; Pizzari & Birkhead, 2000). Der

Nachweis, dass phänotypische Merkmale zu einer Präferenz der Hennen führen, ist übertragbar auf die hier vorgestellte Fragestellung. Es ist denkbar, dass andere phänotypische Merkmale, wie z.B. eine Haube oder Gefiederfarbe, ebenfalls der Henne als Entscheidungskriterium zur Speicherung oder Abgabe der Spermien dienen.

Rassespezifische Präferenzen, die durch die Nachkommenanzahl der F1 angezeigt werden, sind bei Holländer Haubenhühnern und goldfarbigen Italienern vorhanden. Mögliche Mechanismen der Partnerwahl vor und nach der Insemination wurden andiskutiert, ohne eindeutige Nachweise in den Ergebnissen zu postulieren. Die Befruchtungs- und Schlupfquoten spiegeln rasseinterne Präferenzen wieder und führen zu einer höheren Anzahl reinrassiger Nachkommen im Vergleich zu Nachkommen, die aus Rassekreuzungen entstehen. Auf diese Weise ist kann eine reproduktive Isolation dieser Rassen quantifiziert und durch die Berechnung von Isolationskoeffizienten bestätigt werden.

4.5 *Synopsis*

Die theoretischen Implikationen, die sich aus der Diskussion um Domestikation, Evolution und Artbildung ergeben, können unter Hinzunahme der hier gewonnen Daten neu belichtet werden.

4.5.1 *Anthropogene Nische*

Hemmer (1990) führt aus, dass Domestikation nicht mehr als eine spezielle Form der natürlichen Evolution ist, wenn der Mensch als Teil der Natur angesehen wird (vergleiche auch Bleed, 2006). Untersuchungen von Rehkämper et al. (1995, 2006) und Rehkämper (1996) verweisen auf die evolutionäre Plastizität des Gehirns und die Differenzierung spezieller Hirnareale als Anpassung an eine ökologische Nische. Bei der Selektion auf Verhaltensweisen, wie z.B. dem Heimfindevermögen von Brieftauben, werden solche morphologischen Korrelate gefunden (Rehkämper et al. 1988, 1995). Nicol (1996) geht davon aus, dass auch Lernfähigkeiten an die ökologische Nische der domestizierten Tiere angepasst sind. Diese auf Interaktionen beruhenden Adaptationen können als Anpassung an eine Nische, nämlich die des Menschen verstanden werden (Jensen & Andersson, 2005). Es kommt zu einer

Neubewertung der Anpassung als eine erfolgreiche Besiedlung des anthropogenen Lebensraumes (Rehkämper et al., 2000/2001; Price, 2002a) und zu einer neuen Betrachtungsweise der Artbildung (*novel speciation*, Wei et al., 2005). Die Adaptation an den Hausstand basiert auf den gleichen evolutiven Prozessen, die auch wildlebenden Populationen die Anpassung an Änderungen ihrer Umwelt erlauben (Price, 2002a).

Domestikation kann als ein aktiver und evolutionärer Prozess betrachtet werden, der genotypische Veränderungen und umweltspezifische Adaptationen mit sich bringt (Price & King, 1968). Mayr (1963) erkannte an, dass Wild- und domestizierte Form zwei distinkte Arten darstellen, da diese in keinem Konkurrenzkampf stehen, selbst wenn sie sympatrisch vorkommen. Das Gegenargument von Bohlken (1961), dass die Haustierte und ihre Stammart eine Art darstellen, da sie bei freiwilliger Gattenwahl eine Fortpflanzungsgemeinschaft bilden, kann mit dieser Studie entkräftet werden (siehe auch Herre & Röhrs, 1990). Die rasseinterne Präferenz im Vergleich von Holländer Haubenhühnern und goldfarbigen Italienern, deren Gefiederfarbe das der Bankivahühner widerspiegelt, dient in diesem Zusammenhang als Grundlage.

Auch Darwin (1868), Wright (1978) und Spurway (1955) erkennen an, dass Domestikation der Artbildung ähnlich ist. Domestikation enthält nach Hemmer (1990) ‚die Samen der Artbildung‘, d.h. dass Domestikation der Ursprung neuer Arten sein kann. Diese Idee findet in der vorliegenden Arbeit eine experimentelle Fortsetzung, innerhalb derer eine reproduktive Isolation im Sinne des biologischen Artkonzeptes (Mayr, 1963) bestätigt werden kann.

4.5.2 Artbildung

Darwin (1868) ging zunächst von einer freien Kreuzbarkeit domestizierter Rassen aus, obwohl er anmerkte: ‚Gewisse domestizierte (Hühner-) Rassen scheinen ein Paaren mit ihrer eigenen Sorte vorzuziehen; und dies ist eine Tatsache von einiger Wichtigkeit; denn es ist ein Schritt zu jenem instinktiven Gefühl, welches das Distinktbleiben nahe verwandter Spezies im Naturzustande unterstützt.‘ (S. 117). In der hier vorliegenden Studie lassen sich diese Aussagen Darwins durch die Beobachtung selektiver Verpaarungen und damit eines ebenso selektiven Fortpflanzungserfolgs der beobachteten Haushuhnrasen feststellen.

Kommt eine Hybridbildung nur selten und nicht üblicher Weise vor, dann kann von zwei Arten ausgegangen werden, auch wenn es im Einzelfall zu Kreuzungen mit fertilen Nachkommen kommt (Maynard Smith, 1993). Stearns & Hoekstra (2000) und Wei et

al. (2005) weisen auf die Willkürlichkeit der Einteilung von Arten aufgrund des Kriterium ‚Hybridisierung‘ hin. Nebel- und Rabenkrähen werden aufgrund von Hybriden einer Art, der Aaskrähe *Corvus corone* zugeteilt, während Kreuzungen von Wölfen *Canis lupus* und Kojoten *Canis latrans* auf ihren Artstatus keinen Einfluss ausüben. Dies trifft erst recht zu, wenn fertile Nachkommen zweier (wilder) Arten nur in Gefangenschaft entstehen. Eine ähnlich unnatürliche Situation, wie die der Gefangenschaft für Wildtiere, spiegelt die gemeinsame Haltung von Hühnerrassen wieder, die üblicher Weise getrennt voneinander untergebracht und gezüchtet werden. Die Artbildung als Nebeneffekt einer intraspezifischen Evolution ist durch zwei Kriterien gegeben: die genetische Separation, d.h. das Splitten des Genpools und die phänotypische Differenzierung, die eine Diversifikation ist (Stearns & Hoekstra, 2000). Die genetische Separierung geschieht durch eine geographische und / oder reproduktive Isolation, die als analog zur Haustierhaltung angesehen werden können. Sichtbar durch die Rassenvielfalt können beide Kriterien bei domestizierten Tieren, insbesondere in der Gesamtheit der Haushuhnrasen, als erfüllt angesehen werden.

4.5.3 Superspezies

Die ausführlichere Definition der biologischen Art nach Mayr (2002) lautet: ‚Eine Art ist eine Fortpflanzungsgemeinschaft von (fortpflanzungsmäßig von anderen isolierten) Populationen, die eine spezifische Nische in der Natur einnimmt.‘ (S. 219). Noor (2002) diskutiert die Aktualität des Konzeptes der biologischen Arten und weist eine zu enge Interpretation zurück. Der Artstatus geht seiner Meinung nach nicht durch einen (geringen) horizontalen Genfluß verloren, was auch Mayr (2002) eingesteht. Price & Bouvier (2002) unterstützen diese Sichtweise und dokumentieren, dass eine seltene Hybridisierung auch noch nach 2,5 Millionen Jahren bei allopatrischen Schwesterarten zu finden ist. Kreuzungen von Haushühnern und Helmpferlhühnern, die seit 55 Millionen Jahren getrennt sind, führen ebenfalls zu Nachkommen. Diesen Ausführungen entsprechend wird von einer Art vor allem die überwiegende intraspezifische Fortpflanzung gefordert. In Folge dessen kann ein Artstatus für einzelne ‚Rassen‘ der Haushühner, hier Holländer Haubenhühner und goldfarbige Italiener, diskutiert werden.

Die Betrachtung der Gesamtheit aller Haushühner als Art kann unter den gegebenen Aspekten der räumlichen und reproduktiven Trennung von Rassen nicht weiter unterstützt werden. Spurway (1955) vergleicht die Umwelt und die Haltungsform der

Haustiere mit einer allopatrischen Verbreitung, wobei letztere von Mayr (2002) als unentbehrliche Voraussetzung für eine beginnende Speziation angesehen wird.

Ein Genfluss über die Rassen hinweg im Sinne einer selektionsgerichteten Veränderung des Genoms (*shifting balance theory*, Wright, 1978) ist dennoch nicht ausgeschlossen. Vergleichbare Beschreibungen lassen sich bei Mayr (1963) finden, indem er (räumliche) Endpopulationen einer Art als echte Arten ansieht, obwohl diese durch eine Kette sich miteinander fortpflanzenden Populationen verbunden sind. Diese Überlegungen schließen einen möglichen Artstatus der heutigen Haushuhnrasen nicht aus. Vielmehr bieten Edwards et al. (2005) innerhalb ihrer Betrachtung der Artbildung bei Vögeln an, dass der stufenweise Übergang durch dazwischen liegende Populationen in Ringarten (Artenkreisen) analog zu graduellen Veränderungen in allopatrischen Arten zu sehen sind, die geographisch isoliert sind. Einzelne Rassen des Haushuhns, hier Holländer Haubenhühner und goldfarbige Italiener, zeigen in einer sympatrischen Umgebung deutliche Zeichen artspezifischen Verhaltens, in dem sie den Genaustausch untereinander minimieren. Die Identifikation von Endpopulationen innerhalb der Gesamtheit der Haushuhnrasen ist zwar nicht möglich, aber eine solche Konstellation wäre dennoch denkbar.

Mayr (1963) geht auch auf die Individualerkennung ein, indem er schreibt: ‚Bei Tieren erkennen die Individuen einer Art sich als potentielle Geschlechtspartner und suchen einander zum Zwecke der Fortpflanzung auf.‘ (S.29). Sie bilden eine ökologische und genetische Einheit. Diese Kriterien treffen nicht auf die Gesamtheit aller Haushühner zu, sondern vielmehr auf deren individuelle Rassen. Wie anhand der Holländer Haubenhühner diskutiert wurde, können rassespezifische Präferenzen möglicherweise auf sensorische Präferenzen (*sensory bias*, Ryan, 1990) zurückgeführt werden.

Rensch (1972) geht auf die möglichen Grenzfälle zwischen geographischer Rasse und Art ein: ‚Es sind dies die so zahlreichen Fälle, in denen die Systematiker eine klare Entscheidung zwischen beiden Kategorien nicht treffen können.‘ (S. 32). Er bezeichnet solche Fälle als Artenkreise oder geographische Subgenera (Untergattungen). Mayr (2002) greift diese Argumentation auf: ‚Superspezies sind Gruppen von geographisch vikariierenden [sich gegenseitig ausschließenden] Populationen (die früher als polytypische Arten betrachtet wurden), deren Angehörige ... lange genug isoliert waren, um das Artniveau erreicht zu haben. ...; dabei kann geringfügige Bastardierung auftreten oder fehlen.‘ (S.234). In diesem Kontext erhalten die einzelnen Populationen

einen Artstatus und werden Allospezies betitelt (Bock, 2004). Mayr (1963) spricht von Superspezies als ein ‚interessantes Stadium der Evolution‘.

‚Rassen‘ der Haushühner sind sich geographisch ausschließende Populationen, da sie getrennt voneinander gehalten werden. Sie besitzen, wie im Fall der Holländer Haubenhühner (Brothwell, 1979) eine lange Züchtungsgeschichte, die teilweise zu einer ethologischen und / oder reproduktiven Isolation geführt hat (Tiemann et al., 2006b). Man könnte deshalb die Gesamtheit der Hühnerrassen als eine Superspezies auffassen.

5 Zusammenfassung

Evolution ist ein Anpassungsprozeß, der zur Artbildung im Sinne von distinkten, freiwilligen Fortpflanzungsgemeinschaften, führen kann. Gegenstand der Diskussion ist, ob auch unter den Bedingungen der Domestikation artbildende Prozesse erkannt werden können. Mit den Methoden der experimentellen Ethologie wird in der vorliegenden Arbeit untersucht, inwieweit Holländer Haubenhühner (HW) auf dem Weg zur eigenen Art sind. Aufgrund von hirnmorphometrischen Untersuchungen stehen Holländer Haubenhühner im Zentrum des Interesses und wurden in sympatrischen Situationen jedes Jahr zusammen mit einer wechselnden Vergleichsrasse aufgezogen und beobachtet (Lohmann Selected Leghorn Classic *LSL*, Lohmann Brown Classic *BL* und goldfarbige Italiener *IT*).

Hennen der Rasse Holländer Haubenhuhn und der Vergleichsrasse wurden in einer *multi choice* Arena den Eintagsküken präsentiert. Prägungspräferenzen und art- oder rassespezifische Prädispositionen wurden nicht beobachtet.

Während der Ontogenese der Hühner wurden soziale Präferenzen im *open field* beobachtet, indem Interindividualdistanzen vermessen wurden. Rasseübergreifende Individualdistanzen unterschieden sich von rasseinternen in allen drei experimentellen Zyklen, indem Abstände zwischen Tieren einer Rasse kürzer als Abstände zwischen Individuen verschiedener Rassenzugehörigkeit waren.

Geschlechtsreife Hennen wurden hinsichtlich ihrer sexuellen Präferenz gegenüber Hähnen der eigenen und der Vergleichsrasse in einer *multi choice* Situation untersucht. *LSL* zeigen keine rassespezifische Präferenz, während *BL* Hähne der eigenen Rasse bevorzugen. *HW*-Hennen präferieren im ersten Jahr Hähne der Vergleichsrasse, während sie im Vergleich mit *BL* keine Präferenz zeigen. Während für *IT*-Hennen keine Präferenz dokumentiert werden konnte, zeigen *HW*-Hennen im Vergleich mit *IT* gegenüber Hähnen der eigenen Rasse sexuelle Präferenzen. Dieser Befund wiegt besonders schwer, weil der Goldfarbe eine hohe sexuelle Attraktivität zugesprochen wird.

Die beobachteten Befruchtungs- und Schlupfraten gemischtrassiger Zuchtgruppen führen zu unterschiedlichen Ergebnissen. *LSL* zeigten eine höhere rasseinterne Befruchtungsrate auf, während bei *BL* keine Unterschiede zwischen rasseinternen und – externen Verpaarungen erkennbar waren. *HW* vermehrten sich erfolgreich mit *BL*. Als Bestätigung der Verhaltensexperimente sind die geringeren Befruchtungs- und Schlupfquoten der *HW* zu sehen, die zusammen mit *IT* gehalten wurden und selbst eine rasseinterne Präferenz aufwiesen. Berechnungen der sexuellen Isolation der *IT* und *HW* weisen auf das Phänomen des *assortative mating* und einem der allopatrischen Verbreitung ähnlichen Isolationskoeffizienten hin.

Das bedeutet, dass artbildende Prozesse im Rahmen der Domestikation angenommen werden können, ohne bei Holländer Haubenhühnern einen vollendeten Artstatus im Sinne des biologischen Artbegriffs anzunehmen.

6 Abstract

‘Processes of speciation under the constraints of domestication in domestic chickens’

Evolution as an adaptive process results in the formation of a species known as an isolated reproductive unit. If such a process takes place under the constraints of domestication is unknown yet. In the present study White Crested Polish (WCP) chickens have been observed in different ethological experiments to prove if they are on the way to speciation. Because of studies concerning brain composition White Crested Polish chickens are of special interest. They were raised and observed with a second breed used for comparison in a sympatric situation. The comparative breed (Lohmann Selected Leghorn Classic *LSL*, Lohmann Brown Classic *BL*, and Red Leghorn *RL*) changed over years.

Hens of the own and the comparative breed were presented to chicks after hatching using a multi choice arena. Breed-internal or -external preferences in imprinting or predispositions were not shown.

During ontogeny, raising hens were observed in an open field to analyze social preferences indicated by individual distances. Distances between individuals of different breeds differed significantly from those among hens of the same breed. Breed-external distances were significantly larger than distances within breeds in all of the conducted experimental years.

Cocks of the own or of the comparative breed were presented to sexually mature hens in a multi choice situation. Hens were observed if they display sexual preferences. *LSL* expressed no preference whereas *BL* hens preferred cocks of their own breed. *WCP* hens preferred *LSL* cocks in the first year but didn’t show any preferences when confronted with *BL* cocks. While *RL* hens showed no evidence of preference *WCP* hens favoured to stay near to cocks of their own breed when presented together with *RL* cocks. This result is of special interest because the plumage of the Red Leghorn is similar to the wild-type plumage and supposed to be the most attractive.

Fertilization and hatching rates of mixed breeding groups caused different results. *LSL* showed a better fertilization rate after breed-internal copulations whereas no difference between breed-internal and -external in *BL* was found. *WCP* reproduced successfully with *BL*. The conducted behavioural experiments were confirmed by the superior breed-internal fertilization and hatching rate of *WCP* in comparison to *RL* which showed a breed-internal preference. The calculation of sexual isolation of *WCP* and *RL* pointed to an assortative mating phenomenon and a coefficient of isolation which was similar to an allopatric distribution.

It could be shown that a process of speciation can be adapted to domestication without assuming a completed species status to White Crested Polish chickens in the sense of the biological species concept.

7 Literaturverzeichnis

- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Arnold, G. W. & Maller, R. A. 1985. An analysis of factors influencing spatial distribution in flocks of grazing sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, **14**, 173-189.
- Badyaev, A. V. & Qvarnström, A. 2002. Putting sexual traits into the context of an organism: a life-history perspective in studies of sexual selection. *The Auk*, **119**, 301-310.
- Banks, E. M. 1956. Social organization in Red Jungle Fowl hens (*Gallus gallus* subsp.). *Ecology*, **37**, 239-248.
- Benecke, N. 1994. *Der Mensch und seine Haustiere*. Stuttgart: Konrad Theiss Verlag.
- Bilcik, B. & Estevez, I. 2005. Impact of male-male competition and morphological traits on mating strategies and reproductive success in broiler breeders. *Applied Animal Behaviour Science*, **92**, 307-323.
- Birkhead, T. R. 1998. Sperm competition in birds: mechanisms and function. In: *Sperm Competition and Sexual Selection* (Ed. by Birkhead, T. R. & Møller, A. P.). London: Academic Press.
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P. 1992. *Sperm Competition in Birds*. London: Academic Press Limited.
- Bleed, P. 2006. Living in the human niche. *Evolutionary Anthropology*, **15**, 8-10.
- Bock, W. J. 2004. Species: the concept, category and taxon. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **42**, 178-190.
- Bohlken, H. 1961. Haustiere und zoologische Systematik. *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie*, **76**, 107-113.
- Boice, R. 1973. Domestication. *Psychological Bulletin*, **80**, 215-230.
- Bolhuis, J. J. 1996. Development of perceptual mechanisms in birds: predispositions and imprinting. In: *Neuroethological Studies of Cognitive and Perceptual Processes* (Ed. by Moss, C. F. & Shettleworth, S. J.), pp. 158-184. Boulder: Westview Press.
- Bolhuis, J. J. 1999a. The development of animal behavior: from Lorenz to neural nets. *Naturwissenschaften*, **86**, 101-111.
- Bolhuis, J. J. 1999b. Early learning and the development of filial preferences in the chick. *Behavioural Brain Research*, **98**, 245-252.

- Bolhuis, J. J. & Hogan, J. A. 1999. *The Development of Animal Behavior*. Oxford: Blackwell.
- Borowicz, V. A. & Graves, H. B. 1986. Social preferences of domestic hens for domestic vs. red junglefowl males and females. *Behavioural Processes*, **12**, 125-134.
- Bradshaw, R. H. 1991. Discrimination of group members by laying hens *Gallus domesticus*. *Behavioural Processes*, **24**, 143-151.
- Bradshaw, R. H. 1992. Conspecific discrimination and social preference in the laying hen. *Applied Animal Behaviour Science*, **33**, 69-75.
- Bradshaw, R. H. & Dawkins, M. S. 1993. Slides of conspecifics as representatives of real animals in laying hens (*Gallus domesticus*). *Behavioural Processes*, **28**, 165-172.
- Brothwell, D. 1979. Roman evidence of a crested form of domestic fowl, as indicated by a skull showing associated cerebral hernia. *Journal of Archaeological Science*, **6**, 291-293.
- Bund deutscher Rassegeflügelzüchter e.V.. 2006. *Rassegeflügel-Standard für Europa*. Nürnberg: Howa Druck & Satz.
- Candland, D. K. 1969. Discriminability of facial regions used by the domestic chicken in maintaining the social dominance order. *Journal of comparative and physiological psychology*, **69**, 281-285.
- Clayton, N. S. 1990. Assortative mating in Zebra Finch subspecies, *Taeniopygia guttata guttata* and *T. g. castanotis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **330**, 351-370.
- Collias, N. E. 2000. Filial imprinting and leadership among chicks in family integration of the domestic fowl. *Behaviour*, **137**, 197-211.
- Cook, W. T. & Siegel, P. B. 1974. Social variables and divergent selection for mating behaviour of male chickens (*Gallus domesticus*). *Animal Behaviour*, **22**, 390-396.
- Crawford, R. D. 1990. *Poultry Breeding and Genetics*. Amsterdam: Elsevier.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: John Murray.
- Darwin, C. 1868. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. London: John Murray.
- Dawkins, M. S. 1995. How do hens view other hens? The use of lateral and binocular visual fields in social recognition. *Behaviour*, **132**, 591-606.

- Dawkins, M. S. 2001. What are birds looking at? Head movements and eye use in chickens. *Animal behaviour*, **63**, 991-998.
- Dobzhansky, T. 1950. Mendelian populations and their evolution. *American Naturalist*, **84**, 401-418.
- Domm, L. V. & Davis, D. E. 1948. The sexual behavior of intersexual domestic fowl. *Physiological Zoology*, **21**, 14-31.
- Dürigen, B. 1921. *Geflügelzucht*. Berlin: Paul Parey.
- Eberhard, W. G. 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton: Princeton University Press.
- Edwards, S. V., Kingan, S. B., Calkins, J. D., Balakrishnan, C. N., Jennings, W. B., Swanson, W. J. & Sorenson, M. D. 2005. Speciation in birds: genes, geography, and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Science*, **102**, 6550-6557.
- Eldredge, N. & Cracraft, J. 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. New York: Columbia University Press.
- Engelmann, C. 1984. *Leben und Verhalten unseres Hausgeflügels*. Leipzig: Neumann Verlag.
- Fisher, A. E. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Fisher, A. E. & Hale, E. B. 1957. Stimulus determinants of sexual and aggressive behavior in male domestic fowl. *Behaviour*, **10**, 309-323.
- Frahm, H. D. & Rehkämper, G. 1998. Allometric comparison of the brain and brain structures in the White Crested Polish chicken with uncrested domestic chickens. *Brain, behavior and evolution*, **52**, 292-307.
- Francois, N., Mills, A. D. & Faure, J. M. 1999. Inter-individual distances during open-field tests in Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for high or low levels of social reinstatement behaviour. *Behavioural Processes*, **47**, 73-80.
- Gage, M. J. G. 2003. Scramble for the eggs. *Nature*, **426**, 22-23.
- Graves, H. B., Hable, C. P. & Jenkins, T. H. 1985. Sexual selection in *Gallus*: effects of morphology and dominance on female spatial behavior. *Behavioural Processes*, **11**, 189-197.
- Großmann, A. 2005. Beobachtungen und Experimente zum Sozialverhalten von Holländer Haubenhühnern. Unveröffentlichte Diplomarbeit. Düsseldorf: Heinrich Heine Universität.

- Grzimek, B. 1957. *Krankes Geflügel*. Berlin: Verlag Fritz Pfenningstorff.
- Guhl, A. M. 1951. Measurable differences in mating behavior of cocks'. *Poultry Science*, **30**, 687-693.
- Guhl, A. M. 1953. Social behavior of the domestic fowl. *Kansas Technical Bulletin*, **73**, 3-48.
- Guhl, A. M., Collias, N. E. & Allee, W. C. 1945. Mating behavior and the social hierarchy in small flocks of white leghorns. *Physiological Zoology*, **18**, 365-390.
- Guhl, A. M. & Ortman, L. L. 1953. Visual patterns in the recognition of individuals among chickens. *The Condor*, **55**, 287-298.
- Guiton, P. 1966. Early experience and sexual object-choice in the brown leghorn. *Animal Behaviour*, **14**, 534-538.
- Haldane, J. B. S. 1966. *The Causes of Evolution*. Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Hale, E. B. 1956. Breed recognition in the social interactions of domestic fowl. *Behaviour*, **10**, 240-254.
- Hemmer, H. 1990. *Domestication: the Decline of the Environmental Appreciation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Herre, W. & Röhrs, M. 1973. *Haustiere - zoologisch gesehen*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Hollocher, H., Ting, C. T., Pollack, F. & Wu, C. I. 1997. Incipient speciation by sexual isolation in *Drosophila melanogaster*: variation in mating preference and correlation between sexes. *Evolution*, **51**, 1175-1181.
- Horn, G. 1998. Visual imprinting and the neural mechanisms of recognition memory. *Trends in Neuroscience*, **21**, 300-305.
- Horn, G. & McCabe, B. J. 1984. Predispositions and preferences, effects on imprinting of lesions to the chick brain. *Animal Behaviour*, **32**, 288-292.
- Houde, A. E. 1997. *Sex, Color, and Mate Choice in Guppies*. Princeton: Princeton University Press.
- Irwin, D. E. & Price, T. 1999. Sexual imprinting, learning and speciation. *Heredity*, **82**, 347-354.
- Jensen, P. & Andersson, L. 2005. Genomics meets ethology: a new route to understanding domestication, behavior, and sustainability in animal breeding. *Ambio*, **34**, 320-324.

- Johnson, K., Thornhill, R., Ligon, D. J. & Zuk, M. 1993. The direction of mothers' and daughters' preferences and the heritability of male ornaments in red jungle fowl (*Gallus gallus*). *Behavioral Ecology*, **4**, 254-259.
- Johnson, M. H., Davies, D. C. & Horn, G. 1989. A sensitive period for the development of a predisposition in dark-reared chicks. *Animal Behaviour*, **37**, 1044-1058.
- Johnson, M. H. & Horn, G. 1988. Development of filial preferences in dark-reared chicks. *Animal Behaviour*, **36**, 675-683.
- Johnston, R. F. & Johnson, S. G. 1989. Nonrandom mating in feral pigeons. *The Condor*, **91**, 23-29.
- Jones, R. B. 1986. The tonic immobility reaction of the domestic fowl: a review. *World's Poultry Science Journal*, **42**, 82-96.
- Kampen, H. S. v. 1996. A framework for the study of filial imprinting and the development of attachment. *Psychonomic Bulletin & Review*, **3**, 3-20.
- Kampen, H. S. v. & Vos, G. J. d. 1992. Memory for the spatial position of an imprinting object in junglefowl chicks. *Behaviour*, **122**, 26-40.
- Keeling, L. 1994. Inter-bird distances and behavioural priorities in laying hens: the effect of spatial restriction. *Applied Animal Behaviour Science*, **39**, 131-140.
- Keeling, L. 1995. Spacing behaviour and an ethological approach to assessing optimum space allocations for groups of laying hens. *Applied Animal Behaviour Science*, **44**, 171-186.
- Keeling, L. & Duncan, I. J. H. 1991. Social spacing in domestic fowl under semi-natural conditions: the effect of behavioural activity and activity transitions. *Applied Animal Behaviour Science*, **32**, 205-217.
- Keeling, L. J. & Duncan, I. J. H. 1989. Inter-individual distances and orientation in laying hens housed in groups of 3 in 2 different-sized enclosures. *Applied Animal Behaviour Science*, **24**, 325-342.
- Kendrick, K. M. 1990. Neural processing of visual recognition of individuals in sheep. In: *Social Stress in Domestic Animals* (Ed. by Zayan, R. & Dautzer, R.), pp. 144-156. Dordrecht: Kluwer.
- Klint, T. 1980. Influence of male nuptial plumage on mate selection in the female mallard (*Anas platyrhynchos*). *Animal Behaviour*, **28**, 1230-1238.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1996. *Einführung in die Verhaltensökologie*. Berlin: Blackwell Wissenschaftsverlag.

- Kruijt, J. P. 1964. Ontogeny of social behavior in Burmese Red Junglefowl (*Gallus gallus spadiceus*). *Behaviour*, **9**, 172-175.
- Lamon, H. M. & Slocum, R. R. 2003. *The Mating and Breeding of Poultry*. Guilford, USA: The Lyons Press.
- Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **78**, 3721-3725.
- Leonard, M. L. & Zanette, L. 1998. Female mate choice and male behaviour in domestic fowl. *Animal Behaviour*, **56**, 1099-1105.
- Levene, H. 1949. A new measure of sexual selection. *Evolution*, **3**, 315-321.
- Lill, A. 1968a. An analysis of sexual isolation in domestic fowl. 1. basis of homogamy in males. *Behaviour*, **30**, 107-126.
- Lill, A. 1968b. An analysis of sexual isolation in domestic fowl. 2. basis of homogamy in females. *Behaviour*, **30**, 127-145.
- Lill, A. & Wood-Gush, D. G. M. 1965. Potential ethological isolating mechanisms and assortative mating in the domestic fowl. *Behaviour*, **25**, 16-44.
- Lindberg, A. C. & Nicol, C. J. 1996. Effects of social and environmental familiarity on group preferences and spacing behaviour in laying hens. *Applied Animal Behaviour Science*, **49**, 109-123.
- Lohmann Tierzucht. *Lohmann Brown-Classic*. Cuxhaven.
- Lohmann Tierzucht. *Lohmann LSL-Classic*. Cuxhaven.
- Lorenz, K. 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journal für Ornithologie*, **2**, 137-213.
- Magurran, A. E. & Ramnarine, I. W. 2004. Learned mate recognition and reproductive isolation in guppies. *Animal Behaviour*, **67**, 1077-1082.
- Maynard Smith, J. 1989. *Evolutionary Genetics*. New York: Oxford University Press.
- Maynard Smith, J. 1993. *The Theory of Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mayr, E. 1940. Speciation phenomena in birds. *The American Naturalist*, **74**, 249-278.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Mayr, E. 2002. *Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt*. Berlin: Springer Verlag.

- McCabe, B. J. & Horn, G. 1988. Learning and memory: regional changes in N-methyl-D-aspartate receptors in the chick brain after imprinting. *Proceeding of the national academy of science USA*, **85**, 2849-2853.
- McKinnon, J. S. & Rundle, H. D. 2002. Speciation in nature: the threespine stickleback model systems. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 480-488.
- Mench, J. & Keeling, L. J. 2001. The social behaviour in domestic birds. In: *The Social Behaviour in Farm Animals* (Ed. by Keeling, L. J. & Gonyou, H. W.), pp. 177-209. Wallingion: CAB International.
- Millman, S. T. & Duncan, I. J. H. 2000. Do female broiler breeder fowl display a preference for broiler of laying strain males in a Y-maze test? *Applied Animal Behaviour Science*, **69**, 275-290.
- Møller, A. P. 2005. Mate choice, mating systems, and sexual selection. In: *The Behavior of Animals: Mechanisms, Function, and Evolution* (Ed. by Bolhuis, J. J. & Giraldeau, L. A.). Oxford: Blackwell Publishing.
- Nickel, R., Schummer, A. & Seiferle, E. 2004. *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere*. Stuttgart: Parey Verlag.
- Nicol, C. J. 1996. Farm animal cognition. *Animal Science*, **62**, 375-391.
- Noor, M. A. F. 2002. Is the biological species concept showing its age? *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 153-154.
- Noor, M. A. F. & Ortiz-Barrientos, D. 2006. Simulating natural conditions in the laboratory: A re-examination of sexual isolation between sympatric and allopatric populations of *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis*. *Behavior Genetics*, **36**, 322-327.
- Oden, K., Berg, C., Gunnarsson, S. & Algers, B. 2004. Male rank order, space use and female attachment in large flocks of laying hens. *Applied Animal Behaviour Science*, **87**, 83-94.
- Okada, I., Yamamoto, Y., Hashiguchi, T. & Ito, S. 1984. Phylogenetic studies on the Japanese native breeds of chickens. *Japanese Poultry Science*, **21**, 318-329.
- Owens, I. P. F. & Rowe, C. 1999. Sexual selection, speciation and imprinting: separating the sheep from the goats. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 131-132.
- Parker, G. A., Smith, V. G. F. & Baker, R. R. 1972. Origin and evolution of gamete dimorphism and male-female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology*, **36**, 529-553.

- Parker, T. H. & Ligon, J. D. 2003. Female mating preferences in red junglefowl: a meta-analysis. *Ethology, Ecology & Evolution*, **15**, 63-72.
- Perez-Figueroa, A., Caballero, A. & Rolan-Alvarez, E. 2005. Comparing the estimation properties of different statistics for measuring sexual isolation from mating frequencies. *Biological Journal of the Linnean Society*, **85**, 307-318.
- Pizzari, T. & Birkhead, T. R. 2000. Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature*, **405**, 787-789.
- Pizzari, T., Cornwallis, C. K., Lovlie, H., Jakobsson, S. & Birkhead, T. R. 2003. Sophisticated sperm allocation in male fowl. *Nature*, **426**, 70-74.
- Pizzari, T., Froman, D. P. & Birkhead, T. R. 2002. Pre- and post-insemination episodes of sexual selection in the fowl, *Gallus g. domesticus*. *Heredity*, **88**, 112-116.
- Plenge, M., Curio, E. & Witte, K. 2000. Sexual imprinting supports the evolution of novel male traits by transference of a preference for the color red. *Behaviour*, **137**, 741-758.
- Potter, J. H. 1949. Dominance relations between different breeds of domestic hens. *Physiological Zoology*, **22**, 261-280.
- Potter, J. H. & Allee, W. C. 1953. Some effects of experience with breeds of *Gallus gallus* L. on behavior of hens toward strange individuals. *Physiological Zoology*, **26**, 147-161.
- Price, E. O. 1984. Behavioural aspects of animal domestication. *The Quarterly Review of Biology*, **59**, 1-32.
- Price, E. O. 2002a. *Animal Domestication and Behavior*. Wallingford, Oxon: CAB International.
- Price, E. O. & King, J. A. 1968. Domestication and adaptation. In: *Adaptation of Domestic Animals* (Ed. by Hafez, E. S. E.), pp. 34-45. Philadelphia: Lea & Febiger.
- Price, T. 1998. Sexual selection and natural selection in bird speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **353**, 251-260.
- Price, T. D. 2002b. Domesticated birds as a model for the genetics of speciation by sexual selection. *Genetica*, **116**, 311-327.
- Price, T. D. & Bouvier, M. M. 2002. The evolution of F-1 postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution*, **56**, 2083-2089.

- Qvarnstrom, A., Blomgren, V., Wiley, C. & Svedin, N. 2004. Female collared flycatchers learn to prefer males with an artificial novel ornament. *Behavioral Ecology*, **15**, 543-548.
- Regan, J. L., Meffert, L. M. & Bryant, E. H. 2003. A direct experimental test of founder-flush effects on the evolutionary potential for assortative mating. *Journal of Evolutionary Biology*, **16**, 302-312.
- Rehkämper, G. 1996. Kognitive Leistungen bei Haus- und Nutztieren. *Acta biologica benrodis*, **3**, 115-131.
- Rehkämper, G., Frahm, H. D. & Cnotka, J. 2006. Domestication: increase, not only regression in brain part size. *Manuscript submitted for publication*.
- Rehkämper, G., Frahm, H. D. & Mann, M. D. 1995. Brain composition and ecological niches in the wild and under man-made conditions (domestication). In: *Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings* (Ed. by Alleva, E., Fasolo, A., Lipp, H. P., Nadel, L. & Ricceri, L.), pp. 83-103. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Rehkämper, G., Haase, E. & Frahm, H. D. 1988. Allometric comparison of brain-weight and brain structure volumes in different breeds of the domestic pigeon, *Columba livia* fd (Fantails, Homing Pigeons, Strassers). *Brain Behavior and Evolution*, **31**, 141-149.
- Rehkämper, G., Kart, E., Frahm, H. D. & Werner, C. W. 2003. Discontinuous variability of brain composition among domestic chicken breeds. *Brain, behavior and evolution*, **61**, 59-69.
- Rehkämper, G., Werner, C. W. & Frahm, H. D. 2000/2001. Grundlagen, Stand und Perspektiven der Haustierkunde. *Acta biologica benrodis*, **11**, 95-120.
- Reiner, A., Perkel, D. J., Bruce, L. L., Butler, A. B., Csillag, A., Kuenzel, W., Medina, L., Paxinos, G., Shimizu, T., Striedter, G., Wild, M., Ball, G. F., Durand, S., Gunturkun, O., Lee, D. W., Mello, C. V., Powers, A., White, S. A., Hough, G., Kubikova, L., Smulders, T. V., Wada, K., Dugas-Ford, J., Husband, S., Yamamoto, K., Yu, J., Siang, C. & Jarvis, E. D. 2004. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *Journal of Comparative Neurology*, **473**, 377-414.
- Rensch, B. 1972. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Stuttgart: Ferdinand Enke Verlag.

- Rice, S. H. 2004. *Evolutionary Theory: Mathematical and Conceptual Foundations*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Rolan-Alvarez, E. 2004. Evolution of asymmetry in sexual isolation: a criticism of a test case. *Evolutionary Ecology Research*, **6**, 1099-1106.
- Rolan-Alvarez, E. & Caballero, M. 2000. Estimating sexual selection and sexual isolation effects from mating frequencies. *Evolution*, **54**, 30-36.
- Roulin, A. 1999. Nonrandom pairing by male barn owls (*Tyto alba*) with respect to a female plumage trait. *Behavioral Ecology*, **10**, 688-695.
- Rushen, J. 1983/84. The development of sexual relationships in the domestic chicken. *Applied Animal Ethology*, **11**, 55-66.
- Ryan, M. J. 1990. Signals, species, and sexual selection. *American Scientist*, **78**, 46-52.
- Schjelderup-Ebbe, T. 1922. Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie*, **88**, 225-252.
- Schjelderup-Ebbe, T. 1935. Social behavior of birds. In: *A Handbook of Social Psychology* (Ed. by Murchison, C.), pp. 947-972. New York: Russell & Russell.
- Selander, R. K. 1982. Systematics and speciation in birds. In: *Avian Biology* (Ed. by Farner, D. S. & King, J. R.), pp. 57-147. New York: Academic Press.
- Shapiro, L. J. 1977. Developing preferences for live female models of same or other species in White Peking ducklings. *Animal Behaviour*, **25**, 849-858.
- Siegel, H. S. 1968. Adaptation of poultry. In: *Adaptation of Domestic Animals* (Ed. by Hafez, E. S. E.), pp. 292-309. Philadelphia: Lea & Febiger.
- Siegel, P. B. 1976. Social behavior of the fowl. *Poultry Science*, **55**, 5-13.
- Sossinka, R. 1982. Domestication in birds. In: *Avian Biology* (Ed. by Farner, D. S. & King, J. R.), pp. 373-403. New York: Academic Press.
- Sperlich, D. 1973. *Populationsgenetik*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Spurway, H. 1955. The causes of domestication: an attempt to integrate some ideas of Konrad Lorenz with evolution theory. *Journal of Genetics*, **53**, 325-363.
- Stearns, S. C. & Hoekstra, R. F. 2000. *Evolution*. New York: Oxford University Press.
- Stevens, L. 1991. *Genetics and Evolution of the Domestic Fowl*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Suarez, S. D. & Gallup, G. G. 1983. Social reinstatement and open-field testing in chickens. *Animal Learning & Behavior*, **11**, 119-126.
- Szölyényi, W. & Korbel, R. 2000. Wie Hühner sehen. *Freiland-Journal*, **4**, 6-8.
- Taylor, K. F. & Sulckin, W. 1964. Flocking in domestic chicks. *Nature*, **201**, 108-109.

- Tegetmeier, W. B. 1873. *The Poultry Book*. New York: George Routledge and Sons.
- Ten Cate, C. 1989. Stimulus Movement, Hen Behavior and Filial Imprinting in Japanese Quail (Coturnix-Coturnix-Japonica). *Ethology*, **82**, 287-306.
- Thoday, J. M. 1953. Components of fitness. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, **7**, 96-113.
- Thornhill, R. 1988. The jungle fowl hen's cackle incites male competition. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, **81**, 145-154.
- Tiemann, I. 2003. Verhaltensmerkmale von vier Rassen des Haushuhns bei klassischer und operanter Konditionierung. Unveröffentlichte Staatsexamensarbeit. Düsseldorf: Heinrich Heine Universität.
- Tiemann, I., Cnotka, J. & Rehkämper, G. 2005a. Subspecies-species transition in domestic chickens of the breed White Crested Polish. In: *98th Annual Meeting of the Deutsche Zoologische Gesellschaft*. Bayreuth, GER.
- Tiemann, I., Cnotka, J. & Rehkämper, G. 2006a. Breedspecific preferences of White Crested Polish chickens in mate choice. In: *40th International Congress of the International Society for Applied Ethology*. Bristol, GB.
- Tiemann, I., Cnotka, J. & Rehkämper, G. 2006b. On the way to speciation - reproductive isolation through behavioural barriers among White Crested Polish chickens. In: *3rd European Conference on Behavioural Biology*. Belfast, GB.
- Tiemann, I., Cnotka, J. & Rehkämper, G. 2006c. White Crested Polish chicken - change in breed specific preference over lifetime. In: *24th International Ornithological Congress*. Hamburg, GER.
- Tiemann, I., Cnotka, J., Teke, E. & Rehkämper, G. 2005b. White Crested Polish chickens - on the way to speciation? In: *29th International Ethological Conference*. Budapest, H.
- Trivers, R. 1985. *Social Evolution*. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishers.
- Truax, R. E. & Siegel, P. B. 1982. Plumage phenotypes and mating preferences in Japanese Quail. *Behavioural Processes*, **7**, 211-222.
- Uy, J. A. C. & Borgia, G. 2000. Sexual selection drives rapid divergence in bowerbird display traits. *Evolution*, **54**, 273-278.
- Vaisanen, J. & Jensen, P. 2003. Social versus exploration and foraging motivation in young red junglefowl (*Gallus gallus*) and white leghorn layers. *Applied Animal Behaviour Science*, **84**, 139-158.

- Vallortigara, G., Regolin, L. & Marconato, F. 2005. Visually inexperienced chicks exhibit spontaneous preference for biological motion patterns. *Public Library of Science Biology*, **3**, 1312-1316.
- Vallortigara, G. & Zanforlin, M. 1988. Open-field behavior of young chicks (*Gallus gallus*) - antipredatory responses, social reinstatement motivation, and gender effects. *Animal Learning & Behavior*, **16**, 359-362.
- Walser, E. S., Willadsen, S. & Hague, P. 1981. Pair association between lambs of different breeds born to Jacob and Dalesbred ewes after embryo transplantation. *Applied Animal Ethology*, **7**, 351-358.
- Warren, D. C. & Kilpatrick, L. 1929. Fertilization in the domestic fowl. *Poultry Science*, **8**, 237-256.
- Weary, D. M., Guilford, T. C. & Weisman, R. G. 1993. A product of discriminative learning may lead to female preferences for elaborate males. *Evolution*, **47**, 333-336.
- Wei, Y. M., Baum, B. R., Nevo, E. & Zheng, Y. L. 2005. Does domestication mimic speciation? 1. A population-genetic analysis of *Hordeum spontaneum* and *Hordeum vulgare* based on AFLP and evolutionary considerations. *Canadian Journal of Botany*, **83**, 1496-1512.
- Wennrich, G. 1978. Huhn. In: *Nutztierethologie* (Ed. by Sibraus, H. H.), pp. 249-274. Berlin: Paul Parrey.
- Winfield, C. G. & Mullaney, P. D. 1973. Note on social-behavior of a flock of Merino and Wiltshire Horn sheep. *Animal Production*, **17**, 93-95.
- Witte, K. & Curio, E. 1999. Sexes of a monomorphic species differ in preference for mates with a novel trait. *Behavioural Ecology*, **10**, 15-21.
- Wood-Gush, D. G. M. 1958. A history of the domestic chicken from antiquity to the 19th century. *Poultry Science*, **38**, 321-326.
- Wood-Gush, D. G. M. 1989. *The Behaviour of the Domestic Fowl*. Alton: Nimrod Press Ltd.
- Workman, L., Adam, J. & Andrew, R. J. 2000. Opportunities for visual experience which might allow imprinting in chicks raised by broody hens. *Behaviour*, **137**, 221-231.
- Wright, S. 1940. Breeding structure of populations in relation to speciation. *American Naturalist*, **74**, 232-248.

- Wright, S. 1978. The relation of livestock breeding to theories of evolution. *Journal of Animal Science*, **46**, 1192-1200.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection - selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, **53**, 205-214.
- Zeuner, F. E. 1963. *A History of Domesticated Animals*. London: Hutchinson & Co.
- Zuk, M., Thornhill, R., Ligon, J. D., Johnson, K., Austad, S., Ligon, S. H., Thornhill, N. W. & Costin, C. 1990. The role of male ornaments and courtship behavior in female mate choice of Red Jungle fowl. *American Naturalist*, **136**, 459-473.

8 Eigene Veröffentlichungen

Tiemann, I., Cnotka, J., Rehkämper, G. (2006, September). *On the way to speciation – reproductive isolation through behavioural barriers among White Crested Polish chickens*. Paper presented at the 3rd European Conference on Behavioural Biology, Belfast, GB.

Cnotka, J., Tiemann, I., Frahm, H., Rehkämper, G. (2006, September). *Peculiarities in brain and behaviour of crested ducks (Anas platyrhynchos f.d.) including implications for animal welfare*. Paper presented at the 3rd European Conference on Behavioural Biology, Belfast, GB.

Tiemann, I., Cnotka, J., Rehkämper, G. (2006, August). *White Crested Polish chicken – change in breed specific social preference over lifetime*. Poster presented at the 24th International Ornithological Congress, Hamburg.

Cnotka, J., Tiemann, I., Frahm, H.D., Rehkämper, G. (2006). *Fat bodies in the brains of crested ducks under seminatural and captive conditions*. Journal of Ornithology, 147, 5, Suppl. 1, 149.

Tiemann, I., Cnotka, J., Rehkämper, G. (2006, August). *Breedspecific preferences of White Crested Polish chickens in mate choice*. Poster presented at the 40th International Congress of the International Society for Applied Ethology, Bristol, GB.

Tiemann, I., Cnotka, J., Rehkämper, G. (2005, October). *Subspecies-species transition in domestic chickens of the breed White Crested Polish*. Paper presented at the 98. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Bayreuth.

Cnotka, J., Tiemann, I., Frahm, H., Rehkämper, G. (2005, October). *Unique structure (fat bodies) and cerebellar modifications in the brain of domestic ducks and their impact on behaviour*. Paper presented at the 98. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Bayreuth.

Tiemann, I., Cnotka, J., Teke, E., Rehkämper, G. (2005, August). *White Crested Polish chickens – speciation under domestication?* Paper presented at the XXIX International Ethological Conference, Budapest, H.

Cnotka, J., Tiemann, I., Frahm, H., Rehkämper, G. (2005, August). *Neoplastic structures in brains of domestic ducks and their functional relevance.* Paper presented at the Avian Brain Conference, Budapest, H.

Werner, C.W., Tiemann, I., Cnotka, J., Rehkämper, G. (2005). Do chickens (*Gallus gallus* f. *domestica*) decompose visual figures? *Animal Cognition*, 8, 129-140.

Tiemann, I. (2003). *Verhaltensmerkmale von vier Rassen des Haushuhns bei klassischer und operanter Konditionierung.* Unveröffentlichte Staatsexamensarbeit, Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.

John, R. S., Werner, C. W., Tiemann, I. (2003, April). *Symposium on Comparative Cognitive Robotics: Using Autonomous Agents as Models of Animal Learning.* Paper presented at the Fifth International Conference on Cognitive Modeling, Bamberg.

9 Danksagung

Herrn Prof. Dr. Gerd Rehkämper, Arbeitsgruppe Verhalten & Gehirn, C. & O. Vogt Institut für Hirnforschung, Heinrich Heine Universität, möchte ich meinen besonderen Dank aussprechen. Ich konnte sowohl während meiner Examens-, als auch während meiner Doktorarbeit alle Freiheiten (und Pflichten) genießen und mir dennoch immer seiner vollen Unterstützung gewiss sein. Von der Arbeit am Wissenschaftlichen Geflügelhof und seinem Vertrauen in meine Selbstständigkeit konnte ich nicht nur fachlich, sondern auch persönlich profitieren. Die Erfahrungen von Kongressreisen, mit dem oft interessiertem Fachpublikum oder in der Handhabung von wissenschaftlichen und ‚befiederten‘ Problemen sind unbezahlbar, zumal ich niemals offiziell zugeben werde, dass auch außeruniversitäre Veranstaltungen viel Zeit in Anspruch nehmen. Seine Vorarbeit ebnete dem Projekt ‚Domestikation, Partnerwahl und Artbildung‘ theoretisch und finanziell den Weg und ermöglichte mir einer kaum besser vorstellbaren Umgebung zu forschen, zu lernen und diese Studie durchzuführen, die über den zeitlichen Rahmen der Doktorarbeit eine Fortsetzung gefunden hat.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) möchte ich für die Bereitstellung der finanziellen Infrastruktur zur Durchführung dieses Projektes danken (RE 635/6-2).

Ebenso danke ich der C. & O. Vogt Hinforschungs-GmbH für die Bereitstellung weiterer finanzieller Mittel.

Ich möchte Herrn Prof. Dr. Hartmut Greven, Institut für Zoomorphologie, Zellbiologie und Parasitologie, Heinrich Heine Universität, für seine Betreuung und seine Arbeit als Koreferent im Rahmen meiner Promotion danken.

Frau Dipl.-Biol. Julia Cnotka danke ich für die vielen gemeinsamen Erlebnisse, die in die Erzählungen für meine Enkelkinder mit einfließen werden. Während wir uns zunächst einen einzelnen Stuhl beim Trainieren der Hühner geteilt haben, arbeiten wir noch heute (und hoffentlich noch länger) sinnbildlich eng zusammen und teilen unsere Liebe fürs Federvieh.

Ich möchte meinen fleißigen Rotstiftlern Annette Großmann, Düsseldorf, Tanja Nussbaum, Pathologisches Institut, Universität Heidelberg, und Claudia Stolze, Mettmann, von Herzen danken. Sie haben sich nicht nur aufopferungsvoll um meine Nerven, sondern auch um die Korrektur meiner Ausführungen bemüht. Vielen Dank Annette, dass Du nicht nur eine selbständige Diplomandin sondern auch eine unersetzliche freundschaftliche Stütze warst und bist; Tanja, dass Du aus 0,3 Hühnern ein Drittel gemacht hast (es wären 0 Hähne und 3 Hennen gewesen); und Claudia, dass

Du mir in der Arbeitsgruppe immer unterstützend zur Seite standest. Auch wenn in meinem Freundeskreis die Kommunikation über die sexuelle Präferenz bei Holländer Haubenhühnern oftmals zu heiteren Auseinandersetzungen über die grundlegende Wichtigkeit dieser Forschung führte, so möchte ich mich bei allen Namenlosen für eben dieses Interesse an meiner Arbeit bedanken.

Herrn Schwabe möchte ich für die Versorgung der Tiere und das Verständnis gegenüber der ‚tierischen Mitarbeiter‘ des Wissenschaftlichen Geflügelhofes ebenso danken, wie für seine tatkräftige Hilfe bei den Experimenten. Ein ebensolcher Dank gilt den guten Seelen des WGH Andrea & Rudi Engels. Gleichmaßen haben mir Züchter mit der Bereitstellung von Bruteiern und Elterntieren geholfen: Herr Speck, Freiburg; Herr Crum, Veenendaal, Niederlande (Holländer Haubenhühner); Herr Nießen, Stolberg; Herr Wesch, Mannheim (goldfarbige Italiener); Herr Sankbrink, Düsseldorf (Lohmann Selected Leghorn Classic und Brown Classic). Herrn Sandbrink möchte ich herzlich für die Herstellung von Kontakten zur Wirtschaftsgeflügelbranche danken. Auch der Firma Biobserve, Bonn, insbesondere Herrn Schwarz möchte ich für die intensive Zusammenarbeit in der Testphase des Viewers und darüber hinaus danken.

Dem Bund deutscher Rassegeflügelzüchter e.V. möchte ich für die Bereitstellung der Forschungsmöglichkeiten am Wissenschaftlichen Geflügelhof & Bruno-Dürigen Institut, Rommerskirchen Sinsteden, danken.

Der Verein zur Förderung junger WissenschaftlerInnen in der Rassegeflügelzucht hat die Forschung am WGH nicht nur finanziell, sondern auch durch persönliche Hilfestellungen unterstützt.

Meinem Freund Marc Behrends möchte ich für die Bereitstellung der *besseren Hälfte* danken. Ohne sein Verständnis und gleichzeitige Begeisterungsfähigkeit bei allen Tätigkeiten rund ums Geflügel wäre vieles nur halb so schön gewesen. Du bist der Beste, ich liebe Dich.

Meinen Eltern Eva-Maria und Waldo Tiemann möchte ich meinen Dank für Ihre Toleranz und Unterstützung von Herzen aussprechen. Weder Ecken und Kanten in meinem Studienverlauf, noch freilaufende Pfeilgiftfrösche konnten Ihre Freizügigkeit in Bezug auf mein Interesse am Tierischen schmälern. Meine Eltern haben, genauso wie meine Elli, immer an mich und meinen Dickkopf geglaubt.

10 Lebenslauf

Inga Tiemann

Geburtsdatum: 16.02.1978

Geburtsort: Düsseldorf

Nationalität: deutsch

Familienstand: ledig

Adresse: Merkurstr.29
40223 Düsseldorf

Telefon: 0211-9336687

Email: tiemanni@uni-duesseldorf.de



Akademische Ausbildung

- 2005 – Beginn der Projektförderung mit dem Titel ‚Domestikation, Partnerwahl und Artbildung‘ durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft, Beschäftigung als Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Universitätsklinikum Düsseldorf
- 2004 – Beginn der Promotion mit dem angestrebten Abschluss Dr. rer. nat. am C. und O. Vogt Institut für Hirnforschung der Heinrich-Heine Universität Düsseldorf, in Kooperation mit dem Wissenschaftlicher Geflügelhof und dem Bruno Dürigen Institut in Rommerskirchen Sinsteden; vorläufiger Titel der Doktorarbeit: Verhalten und assoziierte kognitive Leistungen bei Holländer Haubenhühnern
- 2003 Erstes Staatsexamen in den Fächern Biologie und Psychologie, Gesamtnote 1,8; Titel der Examensarbeit ‚Verhaltensmerkmale von vier Rassen des Haushuhns bei klassischer und operanter Konditionierung‘ mit der Note 1,0
- 2001 – 03 Gerhard-Mercator-Universität Duisburg, Zweithörer im Fach Psychologie mit dem angestrebten Abschluss Erste Staatsprüfung für das Lehramt für die Sekundarstufe II
- 1997 – 03 Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, Ersteinschreibung: Biologie mit dem angestrebten Abschluss Diplom, 2001 Wechsel im Fach Biologie zum Studiengang mit dem angestrebten Abschluss Erste Staatsprüfung für das Lehramt für die Sekundarstufe I/II

Schulische Ausbildung

1988 – 97 Görres-Gymnasium, Abschluss Abitur

1984 – 88 Bonifatiusgrundschule

Tätigkeiten

2005 – C. und O. Vogt-Institut für Hirnforschung / AG Verhalten und Gehirn der HHU Düsseldorf, Wissenschaftliche Mitarbeiterin

2003 – 05 C. und O. Vogt-Institut für Hirnforschung / AG Verhalten und Gehirn der HHU Düsseldorf, Wissenschaftliche Hilfskraft

2001 – 03 C. und O. Vogt-Institut für Hirnforschung / AG Verhalten und Gehirn der HHU Düsseldorf, Studentische Hilfskraft

2000 Institut für Neurobiologie / AG Zoologie und Didaktik der Biologie der HHU Düsseldorf, Studentische Hilfskraft

Fortbildung

1999 University of California San Diego, USA, summer session academic English, Grad A

1992 English summer programme, Internatsbesuch, Oxford GB

Besondere Kenntnisse

Englisch fließend in Wort und Text

EDV-Kenntnisse in Excel, Word, PowerPoint, ebenso in

Statistikprogrammen (SPSS, SYSTAT, SigmaPlot, SigmaStat)

Inga Tiemann

Düsseldorf, 1.11.2006

Die hier vorgelegte Dissertation habe ich eigenständig und ohne unerlaubte Hilfe angefertigt. Die Dissertation wurde in der vorgelegten oder in ähnlicher Form noch bei keiner anderen Institution eingereicht. Ich habe bisher keine erfolglosen Promotionsversuche unternommen.

Düsseldorf, den 1.11.2006

Inga Tiemann