De Haremstructuur en mannelijke Hiërarchie van Mantelbavianen in DierenPark Amersfoort



Auteurs:
Mark Dees & Martijn Meerleveld

DierenPark Amersfoort

Van Hall Larenstein
University of Applied Sciences

De Haremstructuur en mannelijke Hiërarchie van Mantelbavianen in DierenPark Amersfoort

Foto op titelpagina: Mantelbavianen in Emmen Zoo, Martijn Meerleveld

Auteurs:
Mark Dees & Martijn Meerleveld

Opdrachtgever:
Raymond van der Meer, DierenPark Amersfoort

Begeleiders:
Okka Bangma & Tine Griede

Onafhankelijk begeleider:
Jelle van Belmer

Leeuwarden, juni 2016

DierenPark Amersfoort

Van Hall Larenstein
University of Applied Sciences

Voorwoord

Dank aan Tine Griede en Okka Bangma voor scherpe en vooral kritische begeleiding om het afstudeeronderzoek in goede banen te leiden. Ook gaat onze dank uit naar drs. Raymond van der Meer en de apenverzorgers voor het mogelijk maken van dit onderzoek in DierenPark Amersfoort, evenals voor het verstrekken van informatie die nodig was om het onderzoek goed uitvoerbaar te maken.

Mark Dees en Martijn Meerleveld

Leeuwarden, 30 juni 2016

Samenvatting

In 2000 begon DierenPark Amersfoort met het huisvesten van een populatie mantelbavianen (*Papio hamadryas*). In 2002 werd een overzicht van de demografische samenstelling en sociale structuur van deze groep opgesteld. De afgelopen 13 jaar is dit overzicht gedateerd geraakt. DierenPark Amersfoort wil de groepsgrootte opnieuw beheren en heeft hierbij behoefte om de huidige populatie in kaart te brengen.
Hiervoor is van de sub-adulte en volwassen mannetjes, evenals de volwassen vrouwtjes, een identificatiemap opgesteld ter herkenning van deze individuen. Daaropvolgend is de haremsamenstelling en haremrelaties in kaart gebracht en de mannelijke dominantie en agressie onderzocht middels een combinatie van behaviour sampling en scan sampling.
De populatie telt in totaal 61 individuen, waarvan 14 volwassen mannetjes, 3 sub-adulte mannetjes en 26 volwassen vrouwtjes. Hiervan hebben 11 mannetjes een eigen harem met gemiddeld 2,2 vrouwtjes per harem. De populatie telt daarnaast 3 subordinate mannetjes, verdeeld over 2 harems, en 3 solitaire mannetjes. De resultaten laten zien dat de grotere harems, die tevens hoger in de rangorde staan, een grote afstand hebben tot de andere harems, terwijl de kleinere harems samen een cluster vormen. De sub-ordinaten en solitaire mannetjes staan laag in de rangorde. De rangorde onder de mannetjes is, overeenstemmend met de literatuur, niet absoluut, waardoor de rangen tussen de mannetjes onderling kan verschuiven. De rangorde staat ook in verband met de agressie die geïnitieerd wordt, hoger geplaatste mannetjes initiëren vaker. Ontvangen agressie is gelijk verdeeld over de mannen, ongeacht hun plek in de rangorde. Van de frequentie van agressief gedrag bleek enkel het geïnitieerde gedrag significant.

Summary

In 2000 DierenPark Amersfoort zoo started housing a population of hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). An overview of the demographic composition and social structure of this population was provided in 2002. During the past 13 years this overview has become outdated. To manage the size of the current population DierenPark Amersfoort zoo requires an overview of its current population.
An identification map was drafted in order to identify the adult and sub adult males and adult females. Subsequently, composition of each harem and their mutual relations, as well as male dominance and aggression, were researched, using a combination of behavioural sampling and scan sampling.
The current population consists of 61 individuals, of which are 14 adult males, 3 sub adult males and 26 adult females. 11 males have their own harem with on average 2.2 females per harem. Furthermore the population has 3 subordinate males, divided over two harems, and 3 solitary males. Results show that larger harems, whom are also higher in the hierarchy, are positioned further away from the other harems, while the smaller harems form a cluster. The subordinate males and solitary males are low in the hierarchy. The hierarchy among the males is, in accordance to literature, not absolute, causing the ranks between the males to be flexible. The rank of a male is connected to initiated aggression. Higher ranked males initiate more often. Aggression received is evenly distributed, regardless of their place within the hierarchy. In frequency of aggression only initiated aggression was found to be significant.

Inhoudsopgave

1. Introductie 5
2. Materiaal & Methoden 7
   2.1 Onderzoekslocatie 7
   2.2 Onderzoekspopulatie 7
   2.3 Dataverzameling 7
      2.3.1 Individuherkenning 7
      2.3.2 Haremidentificatie 8
      2.3.3 Haremrelaties 10
      2.3.4 Dominantie en agressie 11
   2.4 Pilotstudy 13
3. Resultaten 14
   3.1 Individuherkenning 14
   3.2 Haremidentificatie 14
   3.3 Haremrelaties 15
   3.4 Dominantie en agressie 18
   3.5 Mannelijke hiërarchie en haremstructuur 24
4. Discussie en Conclusie 26
   4.1 Mannelijke hiërarchie en haremstructuur 26
   4.2 Individuherkenning 26
   4.3 Haremidentificatie 26
   4.4 Haremrelaties 27
   4.5 Dominantie en agressie 28
5. Aanbevelingen 30

Literatuur 31

Bijlage I - Visualisatie uiterlijke kenmerken per leeftijdscategorie I

Bijlage II - Notitieformulieren II

Bijlage III - Codeboek haremrelaties III

Bijlage IV - Uitleg Landau Index, David's Score en Cardinal Rank IV

Bijlage V - Diagonaalmatrixen dominantie en agressie V

Bijlage VI - Codeboek Dominant en Agressief gedrag Excel VI

Bijlage VII - Relatiematrix dominantie VII

Bijlage VIII - Matrix gemiddelde onderlinge afstand VIII

Bijlage IX - Datapreparatie Cardinal Rank Score IX

1. Introductie

Primaten die in groepsverband leven behoeven in gevangenschap, evenals in-situ, een correcte groepscohesie die bijdraagt aan hun welzijn (Smuts, 1985; Novak & Suomi, 1988; Boere, 2001; Wolfensohn & Honess, 2005, p.99,101). In onder andere DierenPark Amersfoort, hierna genoemd DPA, worden primaten gehuisvest, waaronder de mantelbaviaan (*Papio hamadryas hamadryas*) (DierenPark Amersfoort, 2015a), een soort met groeiende aantallen in-situ en vermeld op de IUCN Rode Lijst als "Least Concerned" (Gippoliti & Ehardt, 2008). DPA beslaat een oppervlakte van meer dan 19 hectare, heeft rond de 100 vaste medewerkers in dienst, huisvest 150 verschillende diersoorten en krijgt jaarlijks meer dan 700 000 bezoekers (DierenPark Amersfoort, 2015b). In 2000 kwamen vanuit Noorder Dierenpark Emmen 52 mantelbavianen over, bestaande uit 24 vrouwtjes en 28 mannetjes verdeeld over negen harems en een aantal losse mannelijke sub-adulten (Kingsma en Kroon, 2002). Deze werden als één groep gehuisvest op het zogeheten baviaaneiland. Kingsma en Kroon (2002) hebben een individuenlijst gemaakt en vervolgens een overzicht van de demografische samenstelling en sociale structuur (harems en hiërarchie) van deze groep opgesteld voor DPA. Met deze informatie stelde DPA een beheerplan voor de populatie op.
Dit overzicht en het hierop gebaseerde beheerplan zijn de afgelopen 13 jaar niet bijgehouden en dus gedateerd geraakt. Het is hierdoor niet langer bekend hoe de sociale structuur nu samengesteld is, waardoor de haremsamenstelling (opgedeeld in leeftijd en sekse) onbekend is. Omdat er beperkt plaats op het eiland is probeert DPA de groepsgrootte stabiel te houden. Om deze twee redenen heeft DPA behoefte aan een nieuw beheerplan. DPA probeert haar groep mantelbavianen op een te beheren aantal te houden, dat momenteel door de dierverzorgers op 58 individuen wordt geschat.
In-situ populaties mantelbavianen kunnen uit 20 tot 400 individuen bestaan (Swedell, 2002). Deze zijn onderverdeeld in harems - de kleinste en stabielste eenheid -, clans, bands en de slaaptroep (Abegglen, 1984; Schreier & Swedell, 2009, p.245; Grueter *et al.*, 2012).
Harems bestaan uit één haremleider, doorgaans twee tot vijf vrouwtjes, hun nakomelingen en enkele subordinate mannetjes (Kummer, 1969, 1985; Swedell, 2002; Wolfensohn & Honess, 2005, p.104,131; Silk *et al.*, 2010). Op de haremleider na zijn alle individuen onderworpen aan de hiërarchie binnen de harem. Sociale gedragingen die hieruit voortkomen tussen de leden toont de affiniteit van deze individuen met de harem aan (Wittig, 2008; Dunbar, 2010). In een harem zijn twee relaties belangrijk: de relatie tussen haremleider en vrouwtjes om de groepsvrede te bewaren (van Schaik, 1989), en de relatie tussen de vrouwtjes onderling in het bijeenhouden van de harem (Wrangham, 1980; Abegglen, 1984; Smuts, 1985, p.5; Sterck *et al.*, 1997; Henzi *et al.*, 2000; Swedell, 2002). Beide activiteiten, evenals verplaatsing van de harem waarbij alle leden de haremleider volgen, worden als ex-situ herkenningsmethode gebruikt om verschillende harems van elkaar te onderscheiden (Abegglen, 1984; Herma Kamphorst, pers. comm., 2015). Een andere herkenningsmethode is wederzijds vlooien, daar het een vorm van relatieonderhoudend gedrag in de hiërarchie is en de band tussen individuen versterkt (Dunbar, 1991; Barton *et al.*, 1996; Cords, 1997). Sinds mantelbavianen ex-situ dicht op elkaar leven is het gedrag makkelijk en frequent te observeren (Judge & de Waal, 1999; Judge, 2000). Daarentegen zijn er vrouwtjes geobserveerd die contact zoeken buiten de eigen harem, wat met name gebeurt wanneer zij verwant zijn aan vrouwtjes binnen andere harems of af willen van hun laaggeplaatste status (Barton *et al.*, 1996). De haremleider zal deze afdwalende vrouwtjes met fysieke straf corrigeren wanneer hij hun afdwaling opmerkt (Abegglen, 1984; Swedell, 2002), maar competitie tussen haremleiders laat hen deze situatie ook exploiteren om met name jonge, afdwalende vrouwtjes te stelen (Kummer, 1969). Door middel van het beschermen van zijn vrouwtjes, met name tijdens de oestrus, wapent een haremleider zich hiertegen (Barton *et al.*, 1996; Swedell & Leigh, 2006). Competitie bestaat niet alleen tussen haremleiders, maar uit zich ook in conflict tussen de haremleider en zogenoemde satellietmannetjes, een mannetje binnen de harem die de status van subordinaat draagt, om dominantie binnen de harem (Biguand *et al.*, 1992; Wolfensohn & Honess, 2005, p.131). Dominantie is hiermee een goede methode om de sociale interacties te beschrijven (Drews, 1993). Conflictgedrag lijkt ex-situ weinig voor te komen (Hosey, 2005). De vrouwtjes spelen hierin geen grote

rol (Herma Kamphorst, pers. comm., 2015), want zij voeren namelijk weinig tot geen inter-harem competities (Barton *et al.*, 1996). Naast competitie tussen harems, bestaat er ook samenwerking. Twee harems kunnen samen een clan vormen, waarbij de haremleiders vaak aan elkaar verwant zijn. (Kummer, 1969; Barton *et al.*, 1996; Swedell, 2002) Volgens Abegglen (1984) worden clans omschreven als een samenwerking tussen verwante haremleiders, die meestal uit twee of drie harems bestaat (Grueter *et al.*, 2012). Het is ex-situ echter mogelijk dat dicht-verwante dieren in dezelfde harem eindigen omdat, vergeleken met in-situ, een beperkt aantal harems en mogelijk clans aanwezig zijn.

Om de groepsgrootte te beheren zijn er twee mogelijkheden: het verwijderen van individuen aan de hand van gedragsonderzoek en geboortebeperking door middel van sterilisatie of (tijdelijke) onvruchtbaarheid. Vrouwtjes kunnen namelijk het hele jaar gedekt worden (Birrell *et al.*, 1996; Jolly & Phillips-Conroy, 2003). Zij worden met een leeftijd van vierenhalf jaar geslachtsrijp en blijven dit voor ongeveer 15 jaar en met zes jaar is een vrouwtje volgroeid (Shefferly, 2004). Mannetjes worden geslachtsrijp tussen hun zesde en zevende jaar en zijn met tien jaar volgroeid (Shefferly, 2004). Een mantelbaviaan kan zowel in het wild als in gevangenschap een leeftijd van 25 tot 30 jaar bereiken (Bronikowski *et al*., 2011). Er bestaat een hoge seksuele dimorfie binnen de soort met grote verschillen in lengte en vachtkleur en de grootte van de dieren (Nowak, 1999; Shefferly, 2004).
Om de stabiliteit binnen de groep te bewaren is het onwenselijk individuen uit de groep weg te nemen zonder te weten welke rol ieder individu binnen de groep vervult. Zo kan het verwijderen van het meest dominante mannetje de groepscohesie doen wegvallen, waardoor de overgebleven mannen om leiderschap zullen vechten of dat een vrouw de dominante plaats gaat bekleden (Henzi *et al.*, 2000). Het is dus van belang om alleen dieren die niet hoog in de hiërarchie staan of niet in de groep passen te verwijderen (Herma Kamphorst, pers.comm. 2015). Het aantal interacties in een harem ex-situ ligt hoger in vergelijking tot in-situ, toegekend aan verminderde groepsmobiliteit en voedselvergaringstijd (Rowell, 1967), wat de sociale structuur makkelijker te onderzoeken maakt.
Kennis en overzicht van sekse en leeftijd, opbouw van de aanwezige haremgroepen en herkenning van de individuen is noodzakelijk voor een beheerplan. Een nieuw smoelenboek moet zorgen dat elk individu makkelijk te herkennen is. Verder is de positie van de mannetjes binnen de hiërarchie belangrijk om de groepscohesie in beeld te brengen. Het doel van deze studie is om een goed en duidelijk overzicht te hebben van de bavianengroep, betreffende de individuen, harems en algemene hiërarchie, zodat DPA voldoende (achtergrond)informatie heeft tot het maken en het uitvoeren van een beheerplan.

Het probleem en de bijbehorende doelstelling leiden tot de volgende hoofdvraag:
Wat is de huidige haremstructuur en mannelijke hiërarchie van de populatie mantelbavianen in DierenPark Amersfoort?

De volgende subvragen worden gesteld om antwoord te kunnen geven op de hoofdvraag.

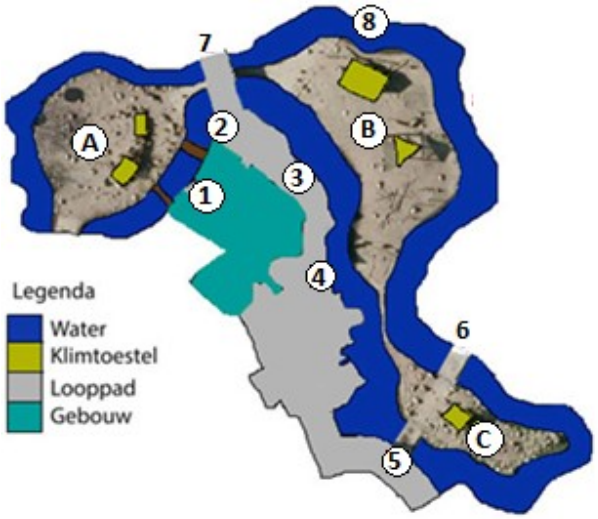
I. Welke individuen zijn bij welke harem aangesloten?
II. Wat is de onderlinge relatie tussen haremleiders?
III. Welke dominantierelatie bestaat er tussen de haremleiders?
IV. Wat is het verschil in de frequentie van agressie tussen de (sub-)adult mannetjes?

2. Materiaal & Methoden

De dataverzameling vond plaats binnen een beschrijvend onderzoek, waarbij de data op empirische wijze verzameld werd zonder vooraf gestelde hypothesen. Gegevens in dit onderzoek zijn gebaseerd op observaties en literatuurstudie. Wijze van dataverzameling is gedeeltelijk vergelijkbaar met het onderzoek van Kingsma en Kroon (2002).

2.1 Onderzoekslocatie

Het bavianenverblijf in DPA omvat een buitenverblijf van drie eilanden en een binnenverblijf. De eilanden zijn aangeduid met de letters A, B en C. Het buitenverblijf bestrijkt een totale oppervlakte van circa 900m^2. Eiland A heeft drie aaneengesloten overdekte ruimtes. Eiland B en C beschikken over tenminste één klimtoestel. Langs de randen van het buitenverblijf is een twee meter brede gracht, gevuld met water. Het buiten- en binnenverblijf zijn verbonden door een ingang dat vanaf het buitenverblijf bereikbaar is via loopplanken. Tijdens het onderzoek werd gebruik gemaakt van vaste observatiepunten, zie figuur 1. Punten 1, 2, 3 en 4 zijn hoger gelegen.



Figuur 1: Overzicht verblijf mantelbavianen. Weergegeven zijn de observatiepunten (bron: Google Maps, 2015)

2.2 Onderzoekspopulatie

De huidige populatie mantelbavianen in DPA werd geschat op ca. 53 individuen. In de populatie zijn beide seksen en alle leeftijdscategorieën vertegenwoordigd. Identificatie en leeftijd van de huidige individuen was niet bekend.

2.3 Dataverzameling

Observaties en gegevensverzameling vonden plaats van 5 januari tot 5 maart 2016 tijdens daglichturen. Op dagen dat de bavianen heel kort of niet het buitenverblijf betreden zijn geen data verzameld. De onderdelen in de dataverzameling beschrijven individuherkenning, haremidentificatie, haremrelaties en dominantie en agressie. Voor foto- en filmmateriaal werd een Panasonic Lumix DMC-FZ18 fotocamera gebruikt.

2.3.1 Individuherkenning

In de week van de pilotstudy, zie 2.4, kwam buiten de momenten waarin voorbereidend werk werd verricht, de individuherkenning aan bod. Allereerst vond hierbij een telling plaats van het aantal dieren, evenals bepaling van leeftijdscategorie per dier en seksratio van de populatie. De dieren werden tijdens het betreden van het buitenverblijf gefilmd. Dit gebeurde tweemaal.
Om onderscheid te maken tussen verschillende leeftijden binnen de populatie, werd een leeftijdsopbouw gehanteerd met 5 categorieën voor mannelijke en 4 categorieën voor vrouwelijke individuen, te zien in tabel 1a en 1b. Hiervoor werd gebruik gemaakt van fotomateriaal waarop morfologische kenmerken duidelijk zichtbaar waren (zie bijlage I).

Tabel 1a: Morfologische verschijning bij mannelijke dieren per leeftijdscategorie

Leeftijdscategorie	Naam categorie	Kenmerken
0-1 jaar	Baby	Zwarte vacht
1-4 jaar	Infant	Bruine vacht
5-7 jaar	Juveniel	Langere haren op kop en in de nek
8-10 jaar	Sub-adult	Grote opkomende manen, volle staart
> 10 jaar	Adult	Lange, grijze manen met een kalende staart

Tabel 1b: Morfologische verschijning bij vrouwelijke dieren per leeftijdscategorie

Leeftijdscategorie	Naam categorie	Kenmerken
0-1 jaar	Baby	Zwarte vacht
1-4 jaar	Infant	Bruine vacht
4.5-6 jaar	Juveniel	Bruine vacht, groot perineum
> 6 jaar	Adult	Lange haren op kop en in de nek

Van ieder individu werd minstens één identificatiefoto gemaakt, waarop individu-specifieke, morfologische kenmerken en altijd het gezicht afgebeeld staan. Een vrouwtje werd als moeder bestempeld wanneer een baby of infant zich aan haar vastklampt. Hiervan werd een foto gemaakt. De haremleider van de betreffende harem waarin het kind zich bevindt, werd gezien als diens vader (Colmenares, 1992). De morfologische kenmerken werden per individu op papier genoteerd tijdens observaties. Moeilijk te onderscheiden individuen werden tijdens voederbeurten, wanneer de groep bijeen is, onderling vergeleken om verdere unieke kenmerken te achterhalen. Elke identificatiefoto kreeg een uniek nummer, waar later het ID en sekse van het individu aan werd gekoppeld. Vervolgens werd de uitkomst van de telling vergeleken met het aantal identificatiefoto's om vast te stellen of elk dier aan bod was gekomen.

Datapreparatie

De identificatiefoto's werden na aanmaak op een computer gezet die voorlopige, oplopende codes toewees. Toewijzing van een nummer aan ieder individu was gelijk aan de volgorde van identificatie, en is als volgt:

- Adulte mannetjes: AM1, AM2, etc.
- Sub-adulte mannetjes SAM16, SAM17, etc.
- Adulte vrouwtjes: AV1, AV2, etc.
- Juvenielen: Ju1, Ju2, etc.
- Baby's en infanten: BI1, BI2, etc.

Data-analyse

Identificatie van de dieren werd opgenomen in een identificatiemap, middels een combinatie van de identificatiefoto en de uiterlijke kenmerken van ieder volwassen individu. Hiervoor werden de identificatiefoto's uitgeprint. Op dit papier werd aan de foto de uiterlijke kenmerken, sekse en leeftijdscategorie gekoppeld, evenals ouders en nakomeling(en) indien bekend. Hiervan werd een pocketversie gemaakt met daarin opgenomen de adulte en sub-adulte mannetjes. De pocketversie dient om veranderingen binnen de groep in de gaten te houden.

2.3.2 Haremidentificatie

Nadat alle adulte en sub-adulte mannetjes geïdentificeerd waren en een code hebben gekregen, werd gedurende week 1 en 2 van de dataverzameling onderzocht hoeveel harems de populatie telt en wat de samenstelling van deze harems is. Hiervoor is gebruik gemaakt van de gedragingen 'volgen van haremleider', 'wederzijds vlooien', en 'schuilen achter haremleider' (tabel 2) en is deze data verzameld middels Behaviour Sampling.

Tabel 2: Ethogram voor haremidentificatie

Gedraging	Definitie
Volgen van haremleider	Individuen die de haremleider heeft verzameld en hem volgen (Kummer, 1969; Abegglen, 1984). De volgafstand van deze individuen is ≤3 meter (Schreier & Swedell, 2009, p.244).
Wederzijds vlooien	Het te volgen mannetje en een ander individu strelen of plukken afwisselend elkaars of eenzijdig gericht de vacht (Dunbar, 1991).
Schuilen achter haremleider	Tijdens inter-harem conflict tussen mannetjes plaatsen vrouwelijke leden zich vlak achter hun haremleider (Schreier & Swedell, 2009, p.245).

Tijdens vertoning van één van deze gedragingen werd een foto gemaakt van de deelnemers (adulte vrouwtjes en subordinate mannetjes), waarop de gezichten te zien zijn, ter herkenning van deze individuen. Per gedraging werd minimaal één foto gemaakt, tenzij alle deelnemers van deze gedraging niet op 1 foto konden worden vastgelegd. Elk van deze foto's kreeg een handgeschreven volgnummer op het observatieformulier, overeenkomend met het door de camera gegenereerde volgnummer. Het betrokken mannetje, de datum en de tijd werden hierop bijgehouden (zie bijlage II). Aan het eind van de dag werden de foto's op de computer gezet onder vermelding van 'Dag-Maand-Fotonummer'.

Omdat er tijdens het onderzoek enkel één camera beschikbaar is richtte één observator zich op de dataverzameling. In week 1 begon de ander meteen met de data-analyse, terwijl in week 2 deze zich richtte op dominantie en agressie (zie deel 2.3.4).
In periodes van een uur is gelet op één van de drie eilanden (zie tabel 3). Er werden per dag 6 observatiesessies gedaan (2 per eiland) en in totaal 60 sessies uitgevoerd. Tijdens het in kaart brengen van de harems werd de volgende dagplanning gehanteerd:

Tabel 3: Dagplanning week één en twee

Tijd	Activiteit
9:00-9:50	Harem ID eiland A
10:00-10:50	Harem ID eiland B
11:00-11:50	Harem ID eiland C
12:00-12:50	Harem ID eiland A
13:00-13:30	Pauze
13:30-14:20	Harem ID eiland B
14:30-15:20	Harem ID eiland C

Datapreparatie

De individuen die volgen en op de gemaakte foto's staan werden aan de identificatiefoto's gekoppeld (zie individuherkenning). Vrouwtjes werden aan de hand van hun unieke code onder het uitgevoerde gedrag gezet in bijlage III.

Data-analyse

In de data is onderscheid gemaakt tussen 1) mannetjes die wel gevolgd en gevlooid worden, 2) mannetjes die volgen en gevlooid worden, en 3) mannetjes die niet gevolgd en gevlooid worden. Zij zijn respectievelijk verdeeld in de volgende categorieën:

1) Haremleiders: Mannetjes die aan het hoofd staan van een harem en vrouwtjes.
2) Subordinate mannetjes: Mannetjes die wel bij een harem zijn aangesloten maar geen vrouwtjes bezitten. (Colmenares, 1992)
3) Solitaire mannetjes: Mannetjes die geen vrouwtjes bezitten en ook niet bij een harem zijn aangesloten als subordinaat (Colmenares, 1992).

Om de harems in beeld te brengen, kreeg elke harem de code van diens haremleider en zijn hier vrouwtjes en subordinate mannetjes aan gekoppeld. Om een vrouwtje als haremlid te kunnen bestempelen moest deze minimaal 19 keer genoteerd worden als volgend of vlooiend, berekend met:

$$p = \left(\frac{\frac{1}{(c_0 + 1)} - \frac{1}{(c_1 + 1)}}{\frac{1}{(c_0 + 1)}} \right) * 100$$

Hierbij staat *1* voor de grootst mogelijk afstand tussen individu A en B, c_0 voor het huidig aantal volgen en vlooien tussen individu A en B, en c_1 voor het aantal volgen en vlooien tussen individu A en B plus één. Er wordt een procentueel verschil in afstandsverschil van 5% gehanteerd. Dit komt neer op 19 contactmomenten.
Dit is afgeleid van affiniteit tussen twee individuen op basis van positieve contactmomenten, binnen dit onderzoek volgen en vlooien, uitgedrukt in een waarde van afstand die kleiner wordt bij meer contactmomenten (Tallet, Veissier & Boivin, 2009). Hierin geeft het verschil tussen de afstand van twee elkaar opvolgende contactmomenten de uitkomst van dit verschil in procenten weer. Dit percentage vormt de betrouwbaarheid van data uit het aantal contactmomenten.

Bij schuilen werd een vrouwtje meteen tot 'haremlid' gerekend. De subordinate mannetjes werden op dezelfde wijze aan een harem gekoppeld als de vrouwtjes. De categorie solitaire mannetjes werd niet verder geanalyseerd. Aan de identificatiemap is voor elke harem een tabblad toegevoegd die de code van de betreffende harem kreeg. Het bevat bijbehorende foto's van de haremleden.

2.3.3 Haremrelaties

Na identificatie van de haremleiders, subordinate mannetjes en solitaire mannetjes en het in kaart brengen van de harems, is er vier weken (week 3 tot en met 6) onderzoek gedaan naar de relaties tussen de haremleiders, als maat voor de relatie tussen harems. Deze relaties worden bepaald aan de hand van de onderlinge geografische afstand tussen alle haremleiders en solitaire mannetjes. Vanaf 9:30 uur, een half uur na het openstellen van het buitenverblijf, werd elk half uur een scan sample genomen, voor een totaal 10-12 samples per dag. Elke dag vervielen er één of twee samples in verband met de voedertijd. In totaal zijn er 194 samples genomen. Elke scan duurde 5 tot 10 minuten.

Tijdens de scan is op een plattegrond (figuur 1) genoteerd waar elk adult en sub-adult mannetje zich bevond. De scans zijn, afwisselend van elkaar, door beide observatoren uitgevoerd. De mannetjes zijn met hun code op de kaart aangeduid.
Er is genoteerd op de kaart of een mannetje zich verplaatst (minimaal 3 meter). Dit wordt aangeduid met een L achter de code. Wanneer dit gebeurt wordt de kleinste afstand tussen dit mannetje en een ander adult of sub-adult mannetje genoteerd.
Indien tijdens een scan een agressieve of dominante gedraging w werd vertoond, kreeg deze voorrang en werd de scan afgebroken. Als de mantelbavianen na de gedraging rustig waren werd de scan opnieuw genomen. Als de mantelbavianen veel bewogen werd gewacht tot de volgende scan uitgevoerd moest worden.

Datapreparatie

Na elke dag zijn de actuele afstanden berekend vanaf de plattegronden. Deze afstanden zijn allemaal in een matrix in Excel gezet, evenals de variabelen 'mannetje', 'datum', 'weer', 'temperatuur', 'tijd' en 'eiland' (bijlage III).
Nadat alle matrixen in Excel stonden werden deze geëxporteerd naar SPSS en met behulp van Aggregate klaar gemaakt voor de data-analyse.
Dit gebeurde tweemaal meer. Eén keer voor alle data verzameld in februari en een keer voor de data verzameld in maart.

Data-analyse
Vanuit SPSS is er een toetsing gedaan middels Multi-dimensional scaling (PROXSCAL), met als uitkomst een visualisatie van de onderlinge afstanden tussen mannetjes in de vorm van een clusterplot. Hierbij geven de X- en Y-as beide de relatieve afstand weer. De relatie tussen mannetjes is groter naarmate de afstand in de grafiek tussen deze mannetjes kleiner is. Voor een significante visualisatie is een stress, een vervorming om de data in te passen, van <0.1 nodig.

Een dendrogram (Hierarchical Cluster Analysis) is gemaakt aan de hand van de gemiddelde onderlinge afstand. Een dendrogram is een statistische groepsvorming met een boomstructuur, met een relatieve afstand op de X-as. Binnen het dendrogram geldt dat 0 de kleinst mogelijke afstand is en de grootste mate van verbinding tussen twee individuen betekend.
De data-analyse is voor zowel de data uit februari als de data uit maart herhaald.

2.3.4 Dominantie en agressie
Het observeren van dominante en agressieve gedragingen bij de (sub-)adulte mannetjes werd van week 2 tot en met week 6 onderzocht. Tijdens voederbeurten werd ook geobserveerd, omdat binnen deze momenten een verhoogde kans bestaat op agressieve en dominante gedragingen (Deleu, 1998; Gil-Burmann et al., 1998).

Agressie is gedefinieerd als één of een combinatie van een drietal gedragingen 'bijten', 'fencing' en 'uithalen' tussen (sub-)adulte mannetjes (zie tabel 4). Een interactie tussen twee individuen vormde een sample. Bij een interactie tussen meerdere (sub-)adulte mannetjes staat het aantal te noteren samples gelijk aan het aantal initators.

Tabel 4: Ethogram agressie, gebaseerd op Kummer (1969)

Gedrag	Code	Definitie
Bijten	Bij	Beide mannetjes bijten in elkaars nek en/of schouders
"Fencing"	Fe	Beide mannetjes bewegen het hoofd snel heen en weer met ontbloot tandvlees
Uithalen	Uh	Beide mannetjes slaan richting elkaars gezicht

Tevens werden initiator en ontvanger, datum en tijd genoteerd tijdens elk sample, middels Behaviour Sampling. Bijlage II bevat het observatieformulier waarin deze informatie genoteerd werd. Observator 1 noteerde agressieve gedragingen van de mannetjes op eiland A en observator 2 noteerde agressieve gedragingen van de mannetjes op eilanden B en C.

Tegelijk met het meten van agressief gedrag is ook dominantiegedrag geobserveerd. Gebaseerd op de resultaten van Chance (1967), is dominant gedrag in dit onderzoek gedefinieerd als 'bestijgen', 'ander doen uitwijken' en 'ander doen wegrennen' om te achterhalen waar binnen de rangorde van de hiërarchie elke haremleider zich bevond. Tabel 5 geeft meer informatie over deze gedragingen.

Tabel 5: Ethogram dominantie, gebaseerd op Chance (1967)

Gedrag	Code	Definitie
Bestijgen	Bs	Een mannetje bestijgt een ander mannetje zoals hij dit bij een vrouwtje zou doen. Een minder dominant mannetje zal altijd de ontvangende partij zijn.
Ander doen uitwijken	Uw	Het mannetje die in beweging is en een ander mannetje nadert, laat dit andere mannetje tijdens het voorbij lopen uit de weg gaan.
Ander doen wegrennen	Wr	Het mannetje rent achter een ander mannetje aan.

Dominant gedrag is op hetzelfde formulier ingevuld als agressief gedrag (bijlage II), middels Behaviour Sampling. Tegelijk werden datum en tijd genoteerd, evenals welk mannetje het gedrag initieerde en welk mannetje het gedrag ontving. De observaties werden hetzelfde ingedeeld als bij agressief gedrag. Om uit deze gegevens een rangorde van de hiërarchie op te maken werd eerst bepaald of deze absoluut, een niet-flexibele rangorde, of veranderlijk, een flexibele rangorde, is. Hiervoor werd gebruik gemaakt van een correctie op Landau's Linearity Index (Appleby, 1983; de Vries, 1998). Martin & Bateson (1993) beschrijven h>0,9 als een sterk lineair verband.
Vervolgens werd de dominantiehiërarchie in kaart gebracht. Hierop werden twee methoden toegepast. De eerste methode is de normalised David's Score (norm. DS) (zie David, 1988; Gammell *et al*., 2003; de Vries, Stevens & Vervaecke, 2006). De tweede methode is de Cardinal Rank van Boyd en Silk (1983), gebaseerd op het Bradley-Terry model. Nadere uitleg over de Landau index en beide methoden is te vinden in bijlage IV. De twee methoden houden rekening met de inconsistenties in de interacties tussen individuen en de gezamenlijke kracht hiervan. Inconsistenties zijn het aantal dyadische interacties waarbij de richting van de winst-verliesverhouding is omgekeerd ten opzichte van hun volgorde binnen de rangorde (de Vries, 1998). De kracht van deze inconsistenties is de som van het totaal aantal omgekeerde waarden binnen deze interacties.
Als laatste stap in de hiërarchie werden de winst-verliesverhoudingen tussen de mannetjes onderling berekend. Dit gebeurde aan de hand van de matrixen in bijlage V.

De dagplanning van week drie tot en met zes zag er als volgt uit:

Tabel 6: Dagplanning gedurende week drie tot en met week 6

Tijd	Activiteit	
9:00-11:15	Dominantie/agressie	
9:30		Scan haremrelaties
10:00		Scan haremrelaties
10:30		Scan haremrelaties
11:00		Scan haremrelaties
11:15-11:30	Pauze	
11:30-13:30	Dominantie/agressie	
11:30		Scan haremrelaties
12:00		Scan haremrelaties
12:30		Scan haremrelaties
13:30		Scan haremrelaties
13:45-14:00	Pauze	
14:00-16:00	Dominantie/agressie	
14:00		Scan haremrelaties
14:30		Scan haremrelaties
15:00		Scan haremrelaties
15:30		Scan haremrelaties

Datapreparatie

Alle samples werden in drie Excel-tabbladen van Microsoft Office 2013 geplaatst. Het eerste tabblad hanteert alle samples verkregen uit de dataverzameling. De hieruit verkregen informatie werd verdeeld over de zeven variabelen 'Datum', 'Tijd', 'Aanstichter', 'Ontvanger', 'Dom_Agr' en 'Dom_cat' (zie bijlage VI). Onder 'Dom_cat' zijn de dominante gedragingen 'Bestijgen', 'Uitwijken' en 'Wegrennen' ingedeeld in de categorieën met respectievelijk label 1, 2 en 3. Het tweede tabblad kreeg twee frequentietabellen per (sub)adult mannetje voor dominantie en agressie, waarin de frequenties van initiaties naar andere (sub)adulte mannetjes wordt weergegeven. Het derde tabblad bestaat uit een tabel waarin de samples voor agressie geaggregeerd zijn naar frequentie per mannetje per dag. Om voor verschil in observatieduur te corrigeren, werd observatieduur per dag in seconden uitgedrukt, met begintijd en eindtijd afgerond op een half uur, gedeeld door de frequentie van elke sample en vermenigvuldigd met 86400. Voor de Cardinal Rank methode kregen alle dyadische interacties uit dominante gedragingen één enkele waarde voor winst, gelijkspel of verlies, respectievelijk 1, 0,5 en 0 toebedeeld (zie bijlage VI).

Data-analyse

Op de verkregen data uit het eerste tabblad werd enkel beschrijvende statistiek toegepast. Van de variabele 'Dom_Agr' werden twee frequentiegrafieken gemaakt: één voor dominant gedrag en één voor agressief gedrag. Van 'Dom_cat' werd een grafiek gemaakt. In het tweede tabblad van Excel werden twee diagonale frequentiematrixen gemaakt middels de frequentietabellen, één voor het aantal dominante en één voor het aantal agressieve gedragingen dat per mannetje geïnitieerd en ontvangen was. Op de dominantiematrix werden de norm. DS en Cardinal Rank toegepast met behulp van het programma Maplet 18. Uit de data van de norm. DS werd een lineaire regressie berekent met een waarde tussen 0 en 1 om de inconsistenties tussen de rangen weer te geven (Vervaecke *et al.*, 2007). Op gegevens in het derde tabblad werden statistische toetsen toegepast. Voor het aantonen van een verband tussen de hoeveelheid agressie per mannetje en de mannetjes, werd de Friedman's non-parametrische tweezijdige toets gebruikt. Wanneer hieruit significante resultaten voortkwamen werd de Wilcoxon tweezijdige toets uitgevoerd om aan te duiden tussen welke mannetjes onderling een significant verschil bestond. Middels letters werd bij elk mannetje aangegeven met welk ander mannetje een significant verschil bestaat.

2.4 Pilotstudy

De pilotstudy vindt over een hele week plaats. Op de eerste dag werd de fotocamera ingesteld door foto- en videomateriaal te maken van de individuen. Daarna werden de formulieren voor haremidentificatie, haremrelaties en dominantie en agressie ingevuld en allen minimaal 10 keer (vijf per persoon) getest op bruikbaarheid tijdens observaties. Op tijden buiten het testen van materiaal en het invullen van de observatieformulieren om is tijd besteed aan individuherkenning.
De methode van Crocket (1996) is toegepast op alle gezamenlijke observaties om de betrouwbaarheid, de afwijking tussen deze observaties, van de observatoren te meten. De betrouwbaarheid bij de scan sampling viel niet onder de 95% uit.

Tijdens de pilotstudy is de volgende schematische dagplanning gehanteerd:

Tabel 7: Dagplanning van de pilotweek

Tijd	Activiteit
9:00-11:00	Testen methodes
11:00-11:15	Kleine pauze
11:15-13:00	Individuherkenning
13:00-13:30	Lange pauze
13:30-16:00	Individuherkenning

3. Resultaten

De onderzoekspopulatie bestond bij aanvang van de dataverzameling uit 58 individuen en had een seksratio van 18:26:14 (♂:♀:?). Tegen het einde van deze periode bestond de populatie uit 61 individuen en had een seksratio van 17:26:18 (♂:♀:?). Tijdens de dataverzameling is één adult mannetje overleden en zijn vier jongen geboren. Er is in totaal 305 uur aan observatietijd geregistreerd.

3.1 Individuherkenning

In de individuherkenning is de populatie verdeeld in zes categorieën, namelijk adulte mannetjes, sub-adulte mannetjes, adulte vrouwtjes, juvenielen, infanten en baby's. Er zijn 14 adulte mannetjes en 3 sub-adulte mannetjes in de populatie. Eén van de adulte mannetjes is ouder dan 20 jaar. Het aantal adulte vrouwtjes in de populatie is 26. Hiervan zijn er vier boven de 30 jaar. Verder zijn enkele van de vrouwtjes zwanger, en zijn er tijdens de dataverzamelingsperiode 4 baby's geboren. Ook zijn er 6 infanten en 8 juvenielen binnen de populatie. De juvenielen, infanten en baby's zijn niet herkenbaar en hebben daarom geen code gekregen. Tabel 8 toont de aantallen binnen elke categorie, geobserveerd aan het eind van de dataverzamelingsperiode.

Tabel 8: Individuen ingedeeld in leeftijd en sekse

Categorie	Subcategorie	Aantal	Leeftijd	Code
Mannetjes	Adult	14	> 10 jaar	AM1 -15
	Sub-adult	3	8-10 jaar	SAM16-18
Vrouwtjes	-	26	> 6 jaar	AV1-26
Juveniel	-	8	♂ 5-7 jaar ♀ 4.5-6 jaar	-
Infant	-	6	1-4 jaar	-
Baby	-	4	0-1 jaar	-

3.2 Haremidentificatie

Van de 17 geïdentificeerde adulte en sub-adulte mannetjes zijn er 11 mannetjes haremleider, 3 mannetjes als subordinaat bij een harem aangesloten en 3 mannetjes zonder harem. De 11 harems omvatten in totaal 24 vrouwtjes, 1 juveniel, 6 infanten en 4 baby's. De structuur van de harems is te zien in tabel 9. Van de 26 vrouwtjes behoren 2 van de vrouwtjes, volgens de gestelde criteria, niet bij een harem. Van de 8 juvenielen zijn er 7 niet aangesloten bij een harem.

De grootste harem van de populatie staat onder hoede van AM10 en omvat twee subordinaten, vier vrouwtjes, vier infanten en een baby. De kleinste harems staan onder leiding van AM2 en AM15, beide hebben een enkel vrouwtje en geen kind in hun harem.

Tabel 9: Haremstructuur per harem in volgorde van grootte (* betekent single mannetje)

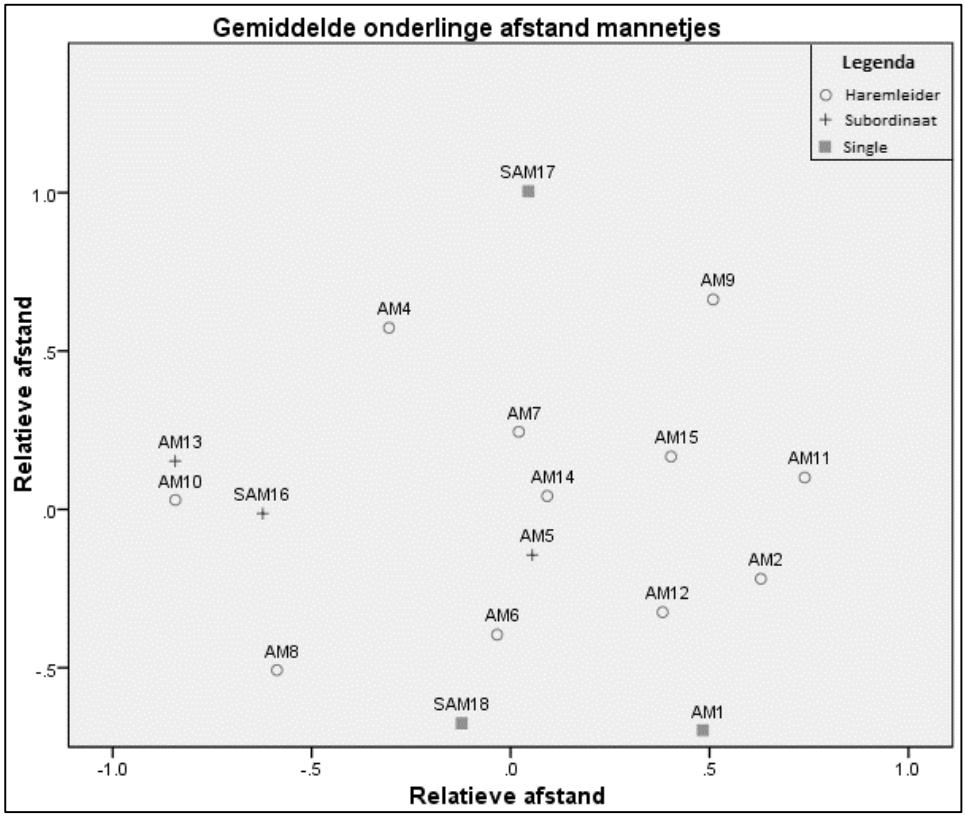
Haremleider	Subordinaten	Vrouwtjes	Juveniel	Infant	Baby	Geslachtsverhouding (♂:♀:?)
AM10	AM13, SAM16	4	-	4	1	3:4:5
AM6	AM5	3	-	-	1	2:3:1
AM4	-	3	-	2	1	1:3:3
AM9	-	3	1	-	-	1:3:1
AM8	-	2	-	-	-	1:2:0
AM11	-	2	-	-	-	1:2:0
AM12	-	2	-	-	-	1:2:0
AM14	-	2	-	-	-	1:2:0

AM7	-	1	-	-	1	1:1:1
AM2	-	1	-	-	-	1:1:0
AM15	-	1	-	-	-	1:1:0
AM1*	-	-	-	-	-	1:0:0
SAM17*	-	-	-	-	-	1:0:0
SAM18*	-	-	-	-	-	1:0:0

3.3 Haremrelaties

Als maat voor de haremrelaties is de onderlinge relatie tussen de mannetjes gebruikt, gemeten door de afstand tussen twee mannetjes te nemen. Hierbij geldt dat naar mate de gemiddelde onderlinge afstand kleiner is, de relatie tussen deze twee mannetjes hechter is.
De afstand tussen elk mannetje is, door middel van scansampling, 18 werkdagen lang elk half uur gemeten. Hiervan vielen uiteindelijk 6 scans af door externe omstandigheden. In totaal zijn er 188 samples per mannetje gebruikt voor de resultaten.

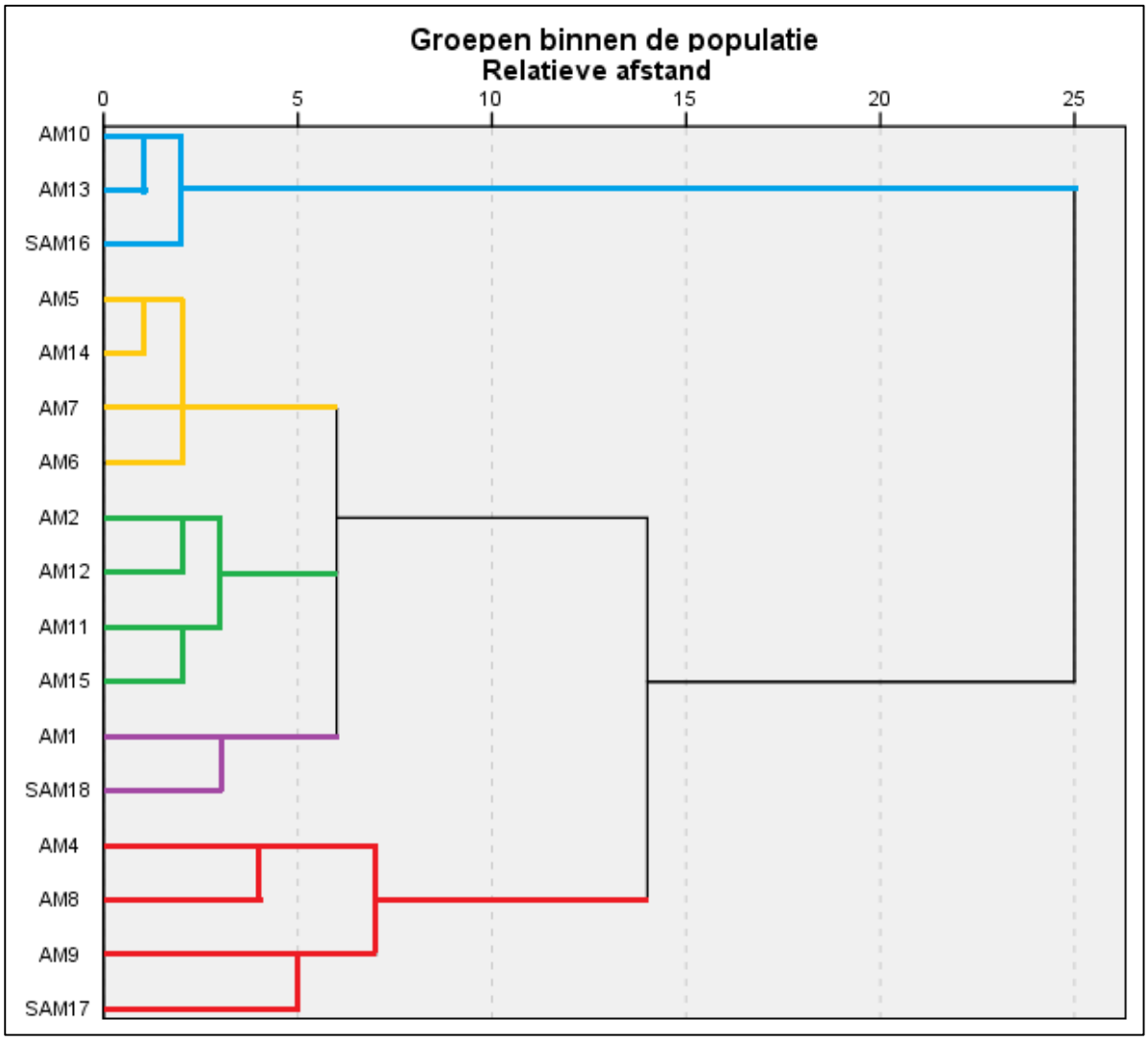
Voor alle mannetjes is de gemiddelde onderlinge afstand berekend (bijlage VII) en met behulp van Multidimensional Scaling (PROXSCAL) in SPSS een visualisatie gemaakt (zie figuur 2). Hierbij geldt dat de relatieve afstand tussen twee mannetjes de onderlinge relatie voorstelt.
De hoogste gemiddelde onderlinge afstanden zijn van de mannetjes zonder harem, waarvan SAM17 de hoogste van allen heeft. De gemiddelde onderlinge afstand van AM10, het mannetje met de grootste harem, met de rest van de mannetjes is groot. Verder hebben ook AM4, AM8 en AM9 een hoge gemiddelde onderlinge afstand ten opzichte van de andere mannetjes. De andere haremleiders hebben onderling van elkaar een kleine gemiddelde afstand.



Figuur 2: Multidimensional Scaling (clusterplot) van de gemiddelde onderlinge afstand tussen elk mannetje. Beide assen geven een relatieve afstand weer. De stress is 0.068

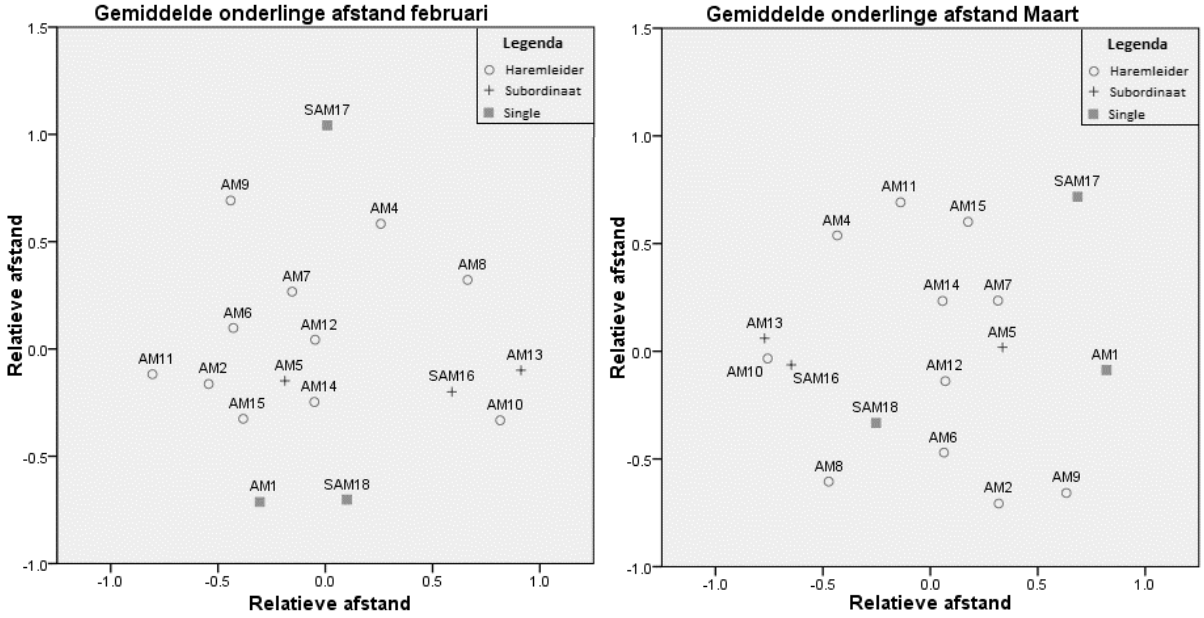
Om na te gaan welke mannetjes clusters vormen aan de hand van de onderlinge gemiddelde afstand, en hiermee de onderlinge relaties beter te kunnen definiëren, is gebruik gemaakt van een dendrogram (Hierarchical Cluster Analysis in SPSS), te zien in figuur 3. Deze laat een statistische groepvorming zien in een boomstructuur, waarbij 0 gelijk staat aan de kleinst mogelijke afstand en de grootste mate van verbinding tussen twee individuen of clusters.
De harem van AM10 heeft de grootste relatieve afstand ten opzichte van andere clusters. De cluster AM4, AM8, AM9 en SAM17 hebben een grote onderlinge afstand onderling en naar andere clusters. Op een kleine relatieve afstand zijn er drie clusters te onderscheiden;

- AM1 en SAM18,
- AM2, AM11, AM12 en AM15, en
- AM5, AM6, AM7 en AM14, met een zeer lage relatieve afstand onderling



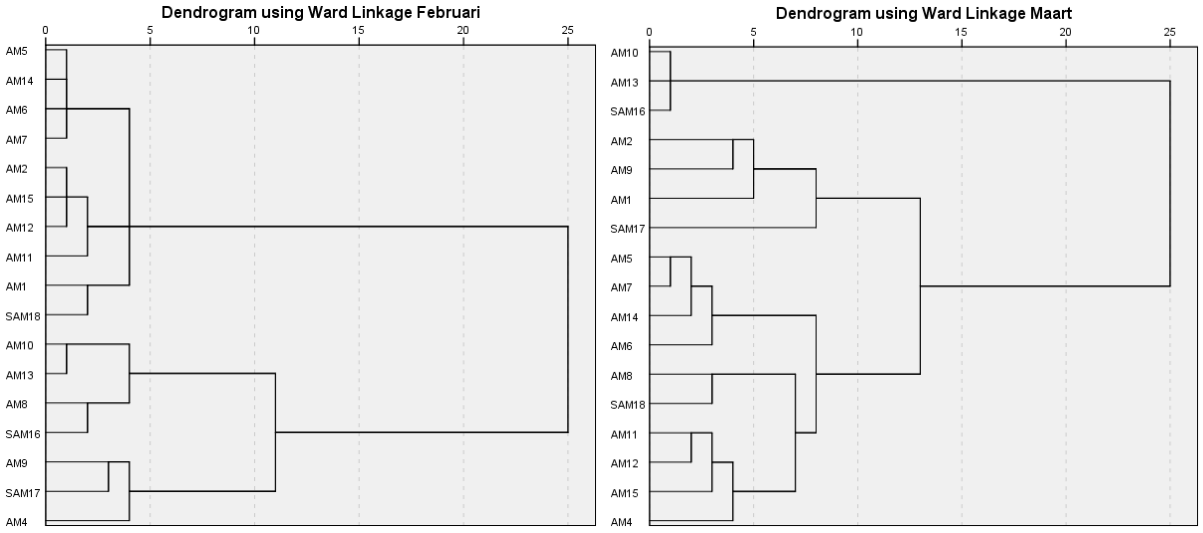
Figuur 3: Statistische groepvorming van de (sub-)adulte mannetjes d.m.v. Ward's Linkage. De 17 mannetjes staan op de verticale as. De horizontale as geeft de relatieve afstand weer

Tijdens de dataverzameling werd al snel duidelijk dat er grote verschillen bestonden in de data verzameld in februari en de data verzameld in maart.
De Multidimensional Scaling toets (figuur 4) laat zien dat er in februari een aantal mannetjes zijn met onderling een kleine gemiddelde afstand, met de Single mannetjes, de harem van AM10 en AM4, AM8 en AM9 hier omheen. In maart is deze cluster niet meer te onderscheiden. SAM18 heeft in februari een kleine onderlinge afstand met AM1, in maart is deze groot en heeft SAM18 nu een kleine onderlinge afstand tot AM6, AM8 en AM12.



Figuur 4: Multidimensional Scaling (clusterplot) van de gemiddelde onderlinge afstand tussen elk mannetje in Februari (stress = 0.066) en Maart (stress = 0.075)

De Dendrogrammen (figuur 5) vertonen ook grote verschillen. Zo vormt AM8 in februari een cluster met de harem van AM10, terwijl AM8 in maart een cluster vormt met SAM18. De cluster van AM10 heeft in maart een hogere relatieve afstand dan in februari het geval is, waar deze nog een relatief kleine afstand tot de cluster AM4, AM9 en SAM17 heeft.
De rest van de individuen en clusters hebben ook relatief een grotere afstand in maart dan in februari. De clusters zijn verder minder makkelijk te identificeren in maart door de vele aftakkingen.

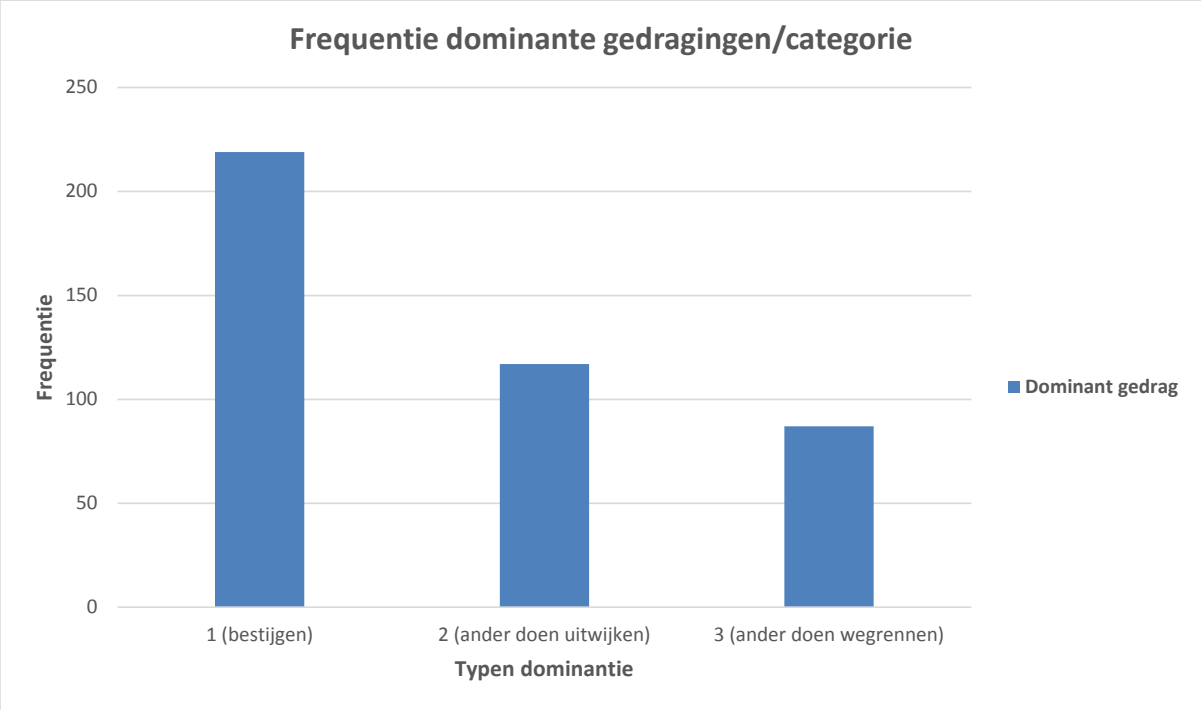


Figuur 5: Statistische groepvorming van de (sub-)adulte mannetjes d.m.v. Ward's Linkage in februari en maart. De 17 mannetjes staan op de verticale as. De horizontale as geeft de relatieve afstand weer

3.4 Dominantie en agressie

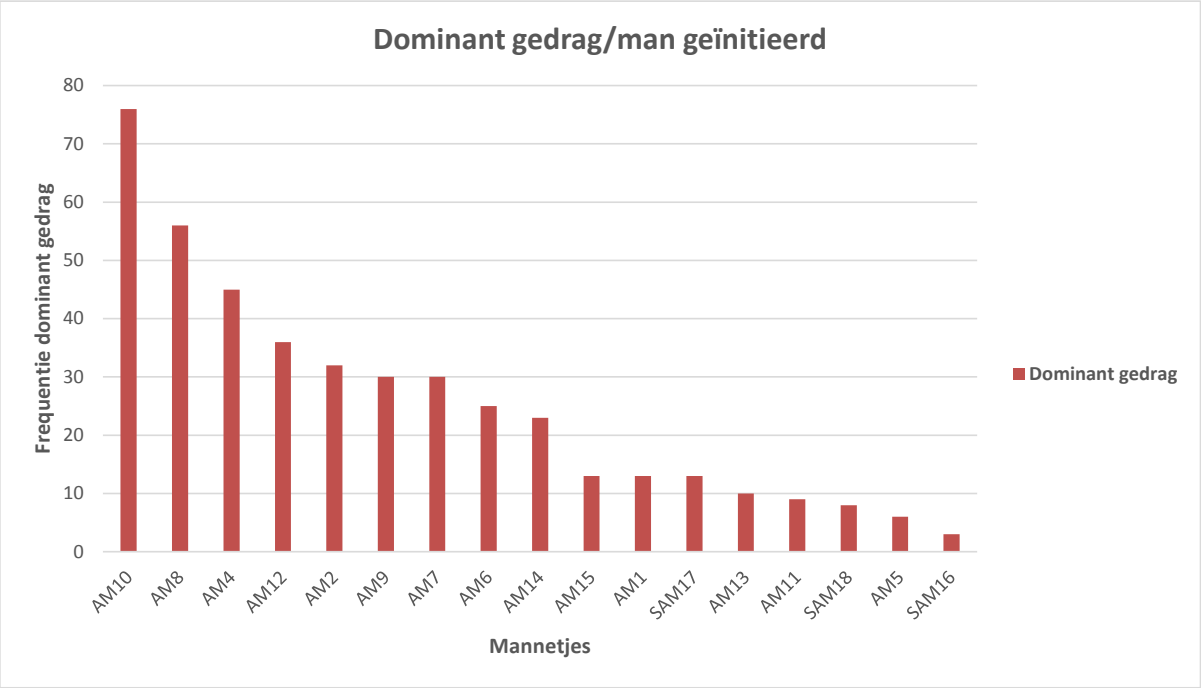
Het rangschikken van de (sub-)adulte mannetjes op hun dominante positie binnen de groep en frequentie van agressieve gedragingen, is uitgevoerd op basis van data uit respectievelijk 428 en 139 samples. Vijf interacties binnen dominantie konden niet worden ingedeeld volgens de gestelde criteria. Deze interacties zijn niet verder geanalyseerd.

De 423 overige dominante gedragingen zijn verdeeld over de categorieën 'Bestijgen', 'Ander doen uitwijken' en 'Ander doen wegrennen' (zie figuur 6). Hiervan is bestijgen het meest waargenomen tijdens de observaties en vormt 52% van alle geobserveerde gedragingen binnen dominantie. Bovendien werd dit gedrag per geobserveerd uur vaker uitgevoerd.



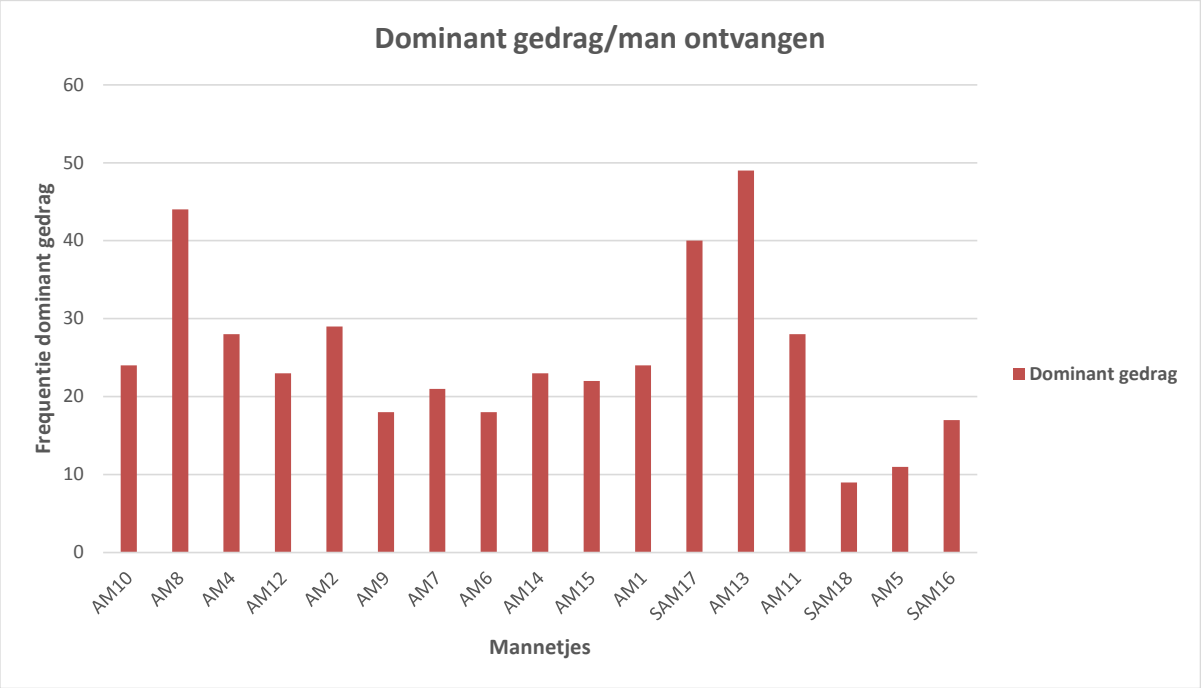
Figuur 6: Frequentieweergave van de gescoorde categoriën voor dominantie

Een overzicht van alle dominante gedragingen samen leert dat elk (sub-)adult mannetje minimaal drie gedragingen heeft geïnitieerd. Hiervan heeft SAM16 het minst aantal gedragingen uitgevoerd en allen zijn 'bestijgen'. AM10 heeft de meeste gedragingen geïnitieerd. Hierop volgen AM8, AM4, AM12 en AM2. SAM16 heeft de minste interacties geïnitieerd. Het gehele overzicht is te vinden in figuur 7.



Figuur 7: Het dominante gedrag dat per mannetje is uitgevoerd

Het overzicht geeft ook inzage in de ontvangen dominante interacties. Ieder mannetje heeft minstens negen dominante interacties ontvangen. Uitschieters in ontvangst zijn AM13, AM8 en SAM17, met daarop volgend AM2 en een gedeelde plaats voor AM2 en AM4. Daarentegen hebben AM5 en SAM18 relatief het minst aantal interacties hebben ontvangen. Een overzicht hiervan is te vinden in figuur 8.



Figuur 8: Aantal dominante interacties per mannetje ontvangen

Een overzicht van alle bestijgingen toont dat ieder (sub-)adult mannetje minimaal twee interacties is aangegaan. AM10 heeft hierbij de meeste bestijgingen geïnitieerd. Hierop volgen AM8, AM12, AM4 en AM9. AM11 heeft de minste bestijgingen uitgevoerd. Het gehele overzicht is te vinden in figuur 9.



Figuur 9: Aantal bestijgingen per mannetje uitgevoerd

Het overzicht biedt ook inzage in de ontvangen bestijgingen. Ieder mannetje heeft minstens twee interacties ontvangen. AM13 en AM8 hebben in deze volgorde de meeste bestijgingen ontvangen, met daarop volgend SAM17, AM2 en SAM16. Onderaan in het overzicht staan AM14, AM15 en AM1, die relatief het minst aantal bestijgingen hebben ontvangen. Het gehele overzicht hiervan is te vinden in figuur 10.



Figuur 10: Aantal bestijgen per mannetje ontvangen. 16-18 zijn sub-adulten

Om dit verder te analyseren is de diagonaalmatrix met dominante gedragingen tussen de mannetjes opgesteld die de frequentie van interacties tussen de individuen weergeeft, te vinden in bijlage V. Deze matrix bevat 27 interacties tussen mannetjes, waarbij de ontvangen en geïnitieerde frequentie gelijk is. Eerst is naar het lineaire verband van de dominantiehiërarchie gekeken. Onder de mannetjes bestaat geen sterk, maar wel significant lineair verband in de hiërarchie (*h'*=0,3946; *P*=0,000). Daaropvolgend is de rangorde van de mannetjes in de hiërarchie bepaald aan de hand van alle geobserveerde dominante interacties. De top 5 bestaat uit de volwassen mannetjes AM10, AM4, AM9, AM7 en AM8. De uitkomst is weergegeven in tabel 10a, gerangschikt naar score.
Van dezelfde mannetjes is ook de rangorde bepaald met enkel bestijgen als onderzoekvariabele. Evenals bij de vorige bepaling van rangorde bestaat de top 5 binnen bestijgen uitsluitend uit volwassen mannetjes, te weten AM10, AM4, AM14, AM12 en AM9. De gehele uitkomst is weergegeven in tabel 10b en naar score gerangschikt.

Tabel 10a: Rangorde norm. DS voor dominantie per individu, aan de hand van alle dominante gedragingen. Een hogere waarde betekent een hogere plaats binnen de rangorde. Het aantal inconsistenties bedraagt 19 en diens kracht 89 (R^2=0,2553; P=0,001);
Tabel 10b: Rangorde norm. DS voor bestijgen per individu, aan de hand van enkel bestijgen. Een hogere waarde betekent een hogere plaats binnen de rangorde. Het aantal inconstenties bedraagt 10 en diens kracht 44 (R^2=0,1299; P=0,033)

Norm. DS (dominantie)			Norm. DS (bestijgen)		
Rangorde	**Individu**	**Score**	**Rangorde**	**Individu**	**Score**
1	AM10	10.45	1	AM10	8.90
2	AM04	9.71	2	AM04	8.85
3	AM09	9.40	3	AM14	8.81
4	AM07	9.24	4	AM12	8.69
5	AM08	8.86	5	AM09	8.56
6	AM12	8.69	6	AM15	8.37
7	AM02	8.37	7	AM05	8.20
8	AM14	8.35	8	AM01	8.16
9	AM06	8.16	9	AM08	8.13
10	SAM18	7.53	10	SAM17	8.06
11	AM05	7.46	11	AM07	7.69
12	AM15	7.17	12	SAM18	7.61
13	AM01	7.07	13	AM02	7.60
14	SAM16	6.96	14	AM11	7.29
15	AM11	6.44	15	AM06	7.26
16	AM13	6.20	16	SAM16	6.98
17	SAM17	5.94	17	AM13	6.84

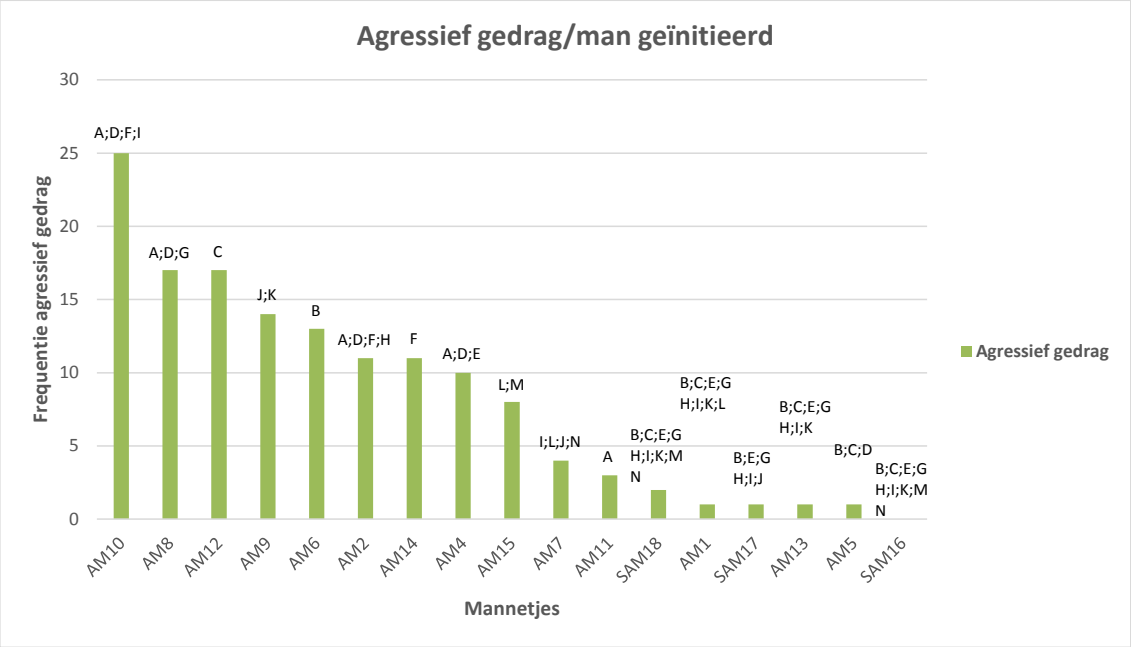
De mannetjes zijn ook middels de Cardinal Rank ingedeeld in een rangorde vanuit dezelfde data voor alle dominante gedragingen en enkel bestijgen. Invoergegevens voor deze toets zijn te vinden in bijlage IX. Hierbij is eveneens een top vijf samengesteld, waarbij waarden van laag (hooggeplaatst) naar hoog (laaggeplaatst) oplopen. De resultaten tonen een top vijf binnen dominantie die bestaat uit AM10, AM12, AM4, AM9 en AM7. De top vijf binnen bestijgen bestaat uit AM12, AM1, AM14, AM9 en AM4. Verdere uitwerking van deze toets is te vinden in tabel 11. De 'confidence lower' en 'confidence upper' zijn eveneens weergegeven en duiden de grenzen aan waarbinnen de rangorde per individu varieert.

Tabel 11: Uitkomst dominantie onder mannetjes middels Cardinal Rank. Een waarde dichter bij 0 betekent een hogere positie in de rangorde. Overlappende confidence waarden in aansluitende rangorde zijn dik gedrukt. Waarden aangeduid met '*' zijn foutief weergegeven. Het aantal inconsistenties bij dominantie bedraagt 17, met een gezamenlijke kracht van 88. Binnen bestijgen zijn deze waarden respectievelijk 14 en 49

Dominantie				**Bestijgen**			
Rangorde	**Cardinal Rank**	**Confidence (U)pper (L)ower**	**Individu**	**Rangorde**	**Cardinal Rank**	**Confidence (U)pper (L)ower**	**Individu**
1	1,92	U: **2,46** L: 1,57	AM10	1	2,03	U: **3,62** L: 1,45	AM12
2	2,38	U: **3,10** L: 1,96	AM12	2	2,15	U: 2,15* L: **1,21**	AM1
3	2,38	U: **2,98** L: **2,00**	AM4	3	2,22	U: 2,22* L: **1,51**	AM14
4	2,46	U: **3,32** L: **2,00**	AM9	4	2,42	U: **5,44** L: **1,75**	AM9
5	2,47	U: **3,24** L: **2,04**	AM7	5	2,54	U: **3,68** L: **2,01**	AM4
6	2,66	U: **3,17** L: **2,32**	AM8	6	2,60	U: **3,81** L: **2,07**	AM10
7	2,67	U: **3,35** L: **2,26**	AM2	7	2,68	U: 2,68* L: **1,86**	AM15
8	2,80	U: **3,77** L: **2,32**	AM6	8	3,01	U: **4,25** L: **2,47**	SAM17
9	2,85	U: **6,29** L: **2,18**	SAM18	9	3,04	U: 3,04* L: **2,29**	AM5
10	2,85	U: **3,73** L: **2,39**	AM14	10	3,04	U: 3,04* L: **2,27**	SAM18
11	3,28	U: **8,75** L: **2,59**	AM5	11	3,06	U: **3,90** L: **2,61**	AM8
12	3,29	U: **4,43** L: **2,77**	AM1	12	3,19	U: **4,59** L: **2,63**	AM2
13	3,38	U: **4,64** L: **2,84**	AM15	13	3,31	U: **6,73** L: **2,64**	AM7
14	3,77	U: **4,79** L: **3,28**	SAM17	14	3,63	U: 3,63* L: **2,93**	AM6
15	3,98	U: **5,48** L: **3,41**	AM11	15	4,24	U: 4,24* L: 3,29	AM11
16	4,07	U: **5,27** L: **3,54**	AM13	16	4,47	U: 4,47* L: **3,64**	SAM16
17	4,25	U: 4,25* L: **3,45**	SAM16	17	4,58	U: 7,54 L: **3,91**	AM13

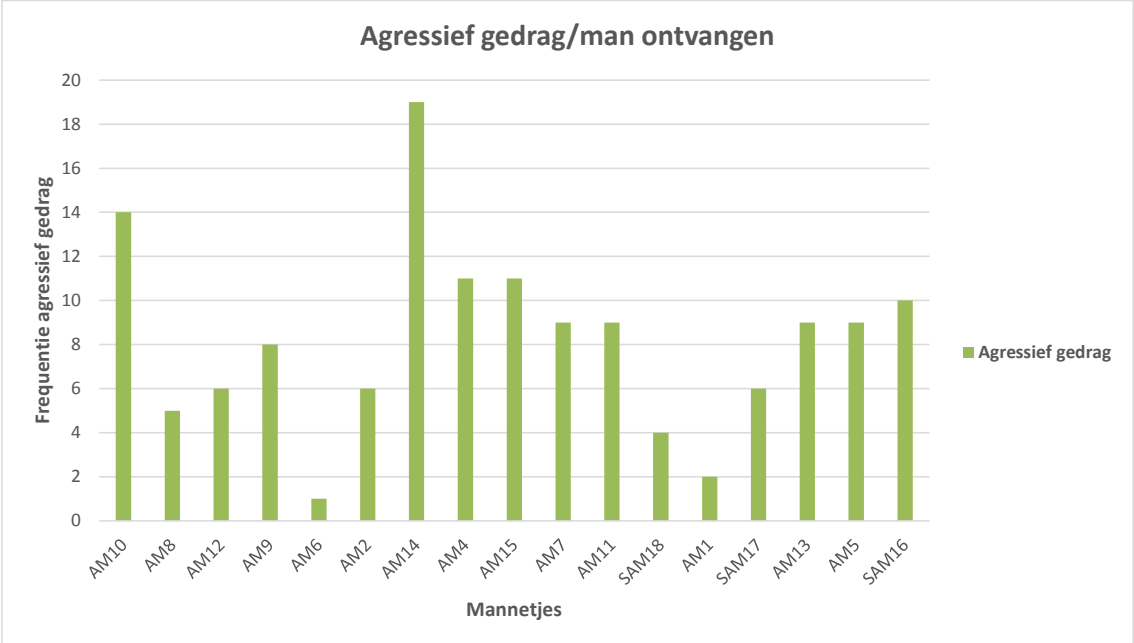
Net als bij dominantie is ook agressief gedrag per man gemeten middels frequentie. AM10 heeft hierbij de meeste agressieve interacties geïnitieerd. Hierna volgen AM8, AM12, AM9 en AM6 met een aanzienlijk lagere frequentie aan interacties. SAM16 heeft als enige geen interacties geïnitieerd. AM1,

AM5, AM13 en SAM17 hebben allen een gelijk aantal interacties geïnitieerd en staan hierin direct boven hem. Het totaal aantal initiaties per mannetje is tegen de frequentie uitgezet en weergegeven in figuur 11. Vervolgens is de frequentie van geïnitieerde agressie per mannetje getoetst. Hiervoor is agressief gedrag omgezet naar frequentie per mannetje per dag. Hieruit volgt een significant verschil in de frequentie van geïnitieerd agressief gedrag tussen de mannetjes (X^2=73.152; *df*=16; *P*=0,000). De uitkomst van de Wilcoxon toets is in figuur 11 weergegeven middels de letters.



Figuur 11: Aantal interacties dat per mannetje ontvangen is van de andere sub- en adulte mannetjes

Hiernaast zijn ook de ontvangen interacties in beeld gebracht. Elk mannetje heeft minimaal negen interacties ontvangen. Uitschieters in frequentie van ontvangst zijn AM13, AM8 en SAM17, terwijl deze frequentie voor AM5 en SAM18 het laagst is. Een overzicht hiervan is te vinden in figuur 12. Daarna is de frequentie van ontvangen agressie per mannetje getoetst. Hiervoor is agressief gedrag omgezet naar frequentie per mannetje per dag. De uitkomst toont geen significant verschil in de frequentie van ontvangen agressief gedrag tussen de mannetjes (X^2=25.669; *df*=16; *P*=0,059).



Figuur 12: Aantal interacties dat per mannetje ontvangen is van de andere sub- en adulte mannetjes

3.5 Mannelijke hiërarchie en haremstructuur

Niet alleen de losse resultaten zij van belang maar ook hoe deze met elkaar in verband staan om de impact van de mannetjes in deze populatie te bepalen. Tabel 12 laat, op volgorde van rangorde, per adult en sub-adult mannetje zien wat de haremstructuur, de gemiddelde afstand tot andere mannetjes en de agressieve interacties zijn.

Een haremleider heeft gemiddeld 2.2 vrouwtjes in zijn harem. De gemiddelde afstand tot andere mannetjes van de populatie is 16.45 meter en elk mannetje is gemiddeld 16.4 keer betrokken geweest bij agressie.

Alle mannetjes met meer dan 2 vrouwtjes bevinden zich in de bovenste helft van de rangorde, respectievelijk plaats 1, 3, 4 en 8. Alle subordinaten en singles behoren tot de onderste helft van de rangorde, plaats 9, 11, 12, 14, 16 en 17. Geen van de mannetjes in de onderste helft een jong.
De bovenste helft van de rangorde vertoond de grootste frequentie van agressief gedrag naar andere mannetjes, namelijk 111 van de 139 waarvan de 4 dominantste mannetjes 59% van de agressieve gedragingen hebben geïnitieerd. Ontvangen agressie is echter gelijk verdeeld over de mannen, ongeacht hun plek in de rangorde. Subordinaten initiëren geen agressie, de singles zeer zelden. Mannetjes met een kleine afstand tot elkaar zijn onderling minstens twee keer betrokken in agressief gedrag.
De gemiddelde afstand tot andere mannetjes is het kleinst in de middengroep van de rangorde tabel, waarbij het grootste deel onder het gemiddelde van de populatie zit. Deze mannetjes hebben onderling ook vaker een kleine afstand (<12m) met andere mannetjes. De laagste vier mannetjes hebben vaak een grote onderlinge afstand (>21m) met andere mannetjes. Deze afstanden zijn afgeleid vanuit de normale verdeling (16%).

Tabel 12: Overzicht van mannetjes hun dominantie, harems, gemiddelde afstand tot andere mannetjes en de agressie tussen mannetjes.

Naam	Rang	Cardinal Rank	Rol	Haremstructuur (♂:♀:?)	Gemiddelde afstand tot andere mannetjes (m)	Kleine afstand (<12m)	Grote afstand (>21m)	Agressief naar (>2)	Agressie vanuit (>2)
AM10	1	1,92	**Haremleider**	3:4:5	17.56	AM13, SAM16	AM1, SAM17	**AM4**, AM7, **AM8**, **AM9**, AM13, SAM16	AM2, **AM4**, **AM8**, **AM9**
AM12	2	2,38	**Haremleider**	1:2:0	15.31	AM2	-	AM2, AM11, AM14, **AM15**	**AM15**
AM4	3	2,38	**Haremleider**	1:3:3	17.06	-	-	AM7, **AM10**	AM8, AM9, **AM10**
AM9	4	2,46	**Haremleider**	1:3:1	18.32	-	AM13	AM4, AM7, **AM10**, AM15	**AM10**
AM7	5	2,47	**Haremleider**	1:1:1	14.77	AM5, AM6, AM14	-	AM14	AM4, AM6, AM9, AM10
AM8	6	2,66	**Haremleider**	1:2:0	17.37	-	-	AM4, **AM10**, SAM16, SAM17	**AM10**
AM2	7	2,67	**Haremleider**	1:1:0	16.00	AM12	AM17	AM10	AM12
AM6	8	2,80	**Haremleider**	2:3:1	15.40	AM5, AM7		AM5, AM7, AM15	-
SAM18	9	2,85	Single	1:0:0	16.00	-	SAM17	AM16	-
AM14	10	2,85	**Haremleider**	1:2:0	14.15	AM5, AM7, AM15	-	AM5, AM11, AM15	AM7, AM10, AM12
AM5	11	3,28	*Subordinaat*	-	13.95	AM6, AM7, AM14, AM15	-	-	AM6, AM14, AM15
AM1	12	3,29	Single	1:0:0	17.59	-	AM10, AM13	AM13	-
AM15	13	3,38	**Haremleider**	1:1:0	15.30	AM5, AM14	-	AM5, **AM12**	AM6, AM9, **AM12**, AM14
SAM17	14	3,77	Single	1:0:0	20.33	-	AM2, AM10, AM13, SAM16, SAM18	-	AM8
AM11	15	3,98	**Haremleider**	1:2:0	16.85	-	-	-	AM12, AM14
AM13	16	4,07	*Subordinaat*	-	17.71	AM10, SAM16	AM1, AM2, AM9, SAM17	-	AM1, AM10
SAM16	17	4,25	*Subordinaat*	-	16.05	AM10, AM13	SAM17	-	AM8, AM10, AM12, SAM18

4. Discussie en Conclusie

Tijdens de dataverzameling zijn 14 adulte, 3 sub-adulte mannetjes en 26 vrouwtjes geïdentificeerd. Van de 17 adulte en sub-adulte mannetjes zijn er 11 haremleider, waarvan AM10 de grootste harem bezit en AM2 en AM15 ieder de kleinste. Drie mannetjes zijn subordinaat en drie mannetjes zijn niet aangesloten bij een harem. 24 van de 26 vrouwtjes in de onderzoekspopulatie maken onderdeel uit van de harems, evenals 1 juveniel, 6 infanten en 4 baby's. Binnen de vastgestelde harems zijn 4 clusters gevonden. De cluster met daarin AM10 en diens subordinate mannetjes AM13 en SAM16 heeft de grootste onderlinge afstand tot de andere clusters. Sommige mannetjes zijn tijdens de dataverzameling van cluster gewisseld. Daarnaast is naar rangorde en frequentie van agressie van de mannetjes gekeken. Hierin komt AM10 opnieuw naar voren als meest opvallende mannetje. Hij staat bovenaan de rangorde en heeft de meeste dominante en agressieve interacties geïnitieerd. AM14 was de grootste ontvanger van agressie.

4.1 Mannelijke hiërarchie en haremstructuur

De hoofdvraag van dit onderzoek is:
Wat is de huidige haremstructuur en mannelijke hiërarchie van de populatie mantelbavianen in DierenPark Amersfoort?

De populatie mantelbavianen in DierenPark Amersfoort heeft 11 haremleiders, waarbij gemiddeld 2.2 vrouwtjes tot hun harem horen. Verder zijn er 3 subordinate mannetjes, verdeeld over 2 harems, en 3 mannetjes zonder een harem. In de rangorde zijn de haremleiders met meer dan 2 vrouwtjes hoger geplaatst terwijl de subordinaten en mannetjes zonder harem laag in de rangorde staan. De rangorde staat ook in verband met de agressie die geïnitieerd wordt, hoger geplaatste mannetjes initiëren vaker. Ontvangen agressie is gelijk verdeeld over de mannen, ongeacht hun plek in de rangorde.. Mannetjes die hoog of zeer laag in de rangorde staan hebben een grotere afstand tot andere mannetjes dan de mannetjes die in het midden van de rangorde staan. De mannetjes AM5, AM6, AM7 en AM14 hebben de sterkste relatie. Afstand lijkt ook in verband te staan met de agressie, zo hebben mannetjes die een kleine afstand onderling hebben ook vaker agressief gedrag vertoond naar elkaar.

4.2 Individuherkenning

De onderzoekspopulatie telt 61 individuen. Hiervan zijn er 17 mannetjes, waaronder 3 sub-adulten. Verder telt deze populatie 26 adulte vrouwtjes, 8 juvenielen, 6 infanten en 4 baby's. Enkele vrouwtjes zijn zwanger.

Sommige dieren hadden uiterlijke kenmerken van twee leeftijdscategorieën. In dit geval werden deze individuen in de oudere categorie geplaatst omdat dit dier er jonger uitziet of binnen aanzienbare tijd binnen deze categorie valt. Dit heeft verder geen gevolgen voor het plaatsen in een harem, of de eventuele relatie met andere mannetjes.

4.3 Haremidentificatie

Er zijn 11 haremleiders op het eiland. Gemiddeld heeft een leider in de populatie 2.2 vrouwtjes. Twee harems hebben subordinate mannetjes. Verder zijn er drie mannetjes en twee vrouwtjes zonder harem. 1 van de 8 juvenielen behoort tot een harem. Van de infanten en baby's zijn alle individuen aangesloten bij een harem. Geen van de sub-adulten heeft een eigen harem.

Binnen de groep bavianen in DPA zijn er echter een paar opvallende eigenaardigheden. Vergeleken met in-situ populaties (Swedell, 2002; Wolfensohn & Honess, 2005, p.104,131) heeft het grootste deel van de haremleiders een kleiner aantal vrouwtjes, namelijk één of twee vrouwtjes (7 van de 11). Dit zou verklaren waarom de harem met 4 vrouwtjes subordinate mannetjes heeft. Hier bestaat namelijk de kans de harem over te nemen of minimaal één vrouwtje mee te nemen om een eigen harem te

starten (Kummer, 1968, Stammbach, 1987). De harem van AM9 met drie vrouwtjes werd veelvoudig vergezeld door SAM17, echter niet vaak genoeg om als subordinaat te worden geclassificeerd. Dit kan erop duiden dat SAM17 langzaam aan probeert een vrouwtje van deze harem weg te lokken.

In contrast met de kleine harems zijn er twee single vrouwtjes gevonden. Er zijn geen bronnen gevonden waarin een dergelijk fenomeen wordt beschreven. Vrouwtjes worden doorgaans, na het verlaten van het ouderlijk harem, geadopteerd door een mannetje totdat zij seksuele volwassenheid bereiken en permanent deel uitmaken van de harem van dit mannetje (Kummer, 1968, Stammbach, 1987).
Eén mogelijkheid is dat deze vrouwtjes ondertussen zo oud zijn dat hun haremleider is gestorven en andere mannetjes geen interesse meer in hen hebben. Een mogelijkheid hiervoor is het wegblijven van de oestrus(zwelling) (Wolf & Austad, 2010). Wel moet vermeld worden dat één van de single vrouwtjes aan het einde van de dataverzameling meerdere keren in de nabijheid van AM8 is gezien, hoewel niet vlooiend of duidelijk volgend.

4.4 Haremrelaties

Binnen de mannetjes van de populatie bevinden de mannetjes AM5, AM6, AM7 en AM14 zich vaak op kleine afstand van elkaar. AM10 met zijn subordinate mannetjes AM13 en SAM16 hebben een hoge gemiddelde afstand ten opzichte van de andere mannetjes. Dit geldt ook voor de solitaire mannetjes.

De drie solitaire mannetjes hebben de grootste gemiddelde afstand ten opzichte van andere mannetjes. In vergelijking met andere populaties van mantelbavianen is dit geen afwijkend gedrag. Solitaire mannetjes zijn rivalen en worden, tenzij deze zich aansluiten als subordinaat, over het algemeen geweerd (Pines et al., 2011). Abegglen (1984) schrijft dat het goed mogelijk is dat single mannen samen een groep vormen. Dit verklaart de connectie tussen AM1 en SAM18.

Opvallend in het geheel is AM10 door de hoge gemiddelde afstand die hij met de andere mannetjes heeft, met uitzondering van zijn subordinaten. Dit is echter geheel natuurlijk. Harems die een subordinaat bevatten zijn over het algemeen zowel ruimtelijk als sociaal afstandelijk (Greuter en Zinner, 2004; Kummer, 1968; Stammbach, 1987).

Vreemd is dat de mannetjes die een hogere gemiddelde onderlinge afstand hebben volgens het dendrogram samen een cluster vormen. Dit is vooral vreemd omdat AM8 binnen de multidimensional scaling een grote onderlinge afstand heeft met AM4, AM9 en AM17. Het is goed mogelijk dat SPSS deze enkel samen heeft geplaatst om aan te tonen dat deze nergens bij horen. In dit geval zijn deze mannetjes samen geen cluster.

Maart had over het algemeen meer zonnig weer en was ook warmer. Eiland A biedt verwarmd onderdak waardoor op koudere dagen de dieren voornamelijk op dit eiland te vinden waren. Er is aangetoond dat het weer en temperatuur invloed hebben op het aantal contactmomenten en nabijheid (Brent et al., 2003). Dit is echter alleen bewezen tussen vrouwtjes en infanten. Zo stellen Byrne et al. (1990) dat in-situ populaties aan het eind van de winter de grootste onderlinge afstand van elkaar hebben. Dit heeft echter te maken met het voedselaanbod wat ex-situ nauwelijks invloed heeft.
Wat wel overeenkomt is dat bavianen gebruik maken van grotten. Bij de verwante soort *Papio hamadryas ursinus* is bewezen dat dit fenomeen, in ieder geval deels, te maken heeft met de grondtemperatuur. (Barrett et al., 2003).
Het gebruik heeft echter weinig effect gehad op de resultaten omdat de relatieve afstand onderling vrijwel hetzelfde bleef.

4.5 Dominantie en agressie

Onderzoek naar de hiërarchie onder de mannetjes wijst uit dat AM10 het meest dominante mannetje is: van elke opgemaakte top 5 staat hij drie van de vier keer bovenin (norm. DS en Cardinal Rank). Alleen in de top 5 van bestijgen van de Cardinal Rank komt hij niet voor en staat AM12 op plaats één. Op de top 5 van de norm. DS voor alle dominante gedragingen na, zijn AM4 en AM12 in elke top 5 van dominantie en bestijgen te vinden. Ook komt naar voren dat deze drie mannetjes de meeste bestijgingen en dominante interacties hebben uitgevoerd. AM4 heeft minder bestijgingen geïnitieerd dan AM8 en AM12.

Bij dominantie dient een kanttekening gezet te worden. Dominantie wordt in het algemeen beschreven als een interactie waarbij individu A meer interacties initieert dan individu B (Drews, 1993; de Vries, 1998). Tijdens de dataverzameling zijn ook individuen geobserveerd die geen interacties hadden, of interacties waarbij de ontvangen en geïnitieerde frequentie gelijk was, zoals Colmenares (1991) en de Vries (1995) mogelijk achten. Hierdoor is er verschil opgetreden tussen de rangorden van zowel de norm. DS als de Cardinal Rank, te wijten is aan de absente interacties of interacties tussen de mannetjes waarbij de ontvangen en geïnitieerde frequentie gelijk is (Gammell *et al*., 2003; de Vries, Stevens & Vervaecke, 2006). De veelgebruikte I&SI methode van de Vries (1998), om eveneens rangorde mee aan te tonen door het minimaliseren van de inconsistenties en hun gezamenlijke kracht, is niet in dit onderzoek toegepast. Diens uitkomst wordt onbetrouwbaar geacht indien geen sterk lineair verband in de hiërarchie kan worden aangetoond (de Vries, 1998).
Benadrukt moet worden dat circa negen van de tien keer het onderdanige mannetje voorafgaand aan het bestijgen diens achterhand toonde aan het dominantere mannetje, die daarop wel of niet besloot te bestijgen. Wanneer dit gedrag getoond werd, zag het dominantere mannetje soms af van bestijgen. Dit schouwspel zou eveneens als dominantie kunnen worden beschouwd, wat meer observaties in het algemeen zal opleveren. Chance (1967) beschreef het bestijgen zelf als dominant gedrag, hoewel dit, evenals het tonen van de achterhand, door Colmenares (1991a,b) omschreven wordt als vorm van begroeting en suggereert dat het conflict vermijdend gedrag in de hand werkt. Sinds in de literatuur niet veel bekend is over (sub-)adult gedrag van mantelbaviaanmannetjes (Romero & Castellanos, 2010), is het lastig dit gedrag een specifieke functie toe te kennen.
De hiërarchie binnen de onderzoekspopulatie toont geen absolute rangorde. Uitwerking van de Landau index bevindt zich onder de veronderstelde 0,9 voor het aantonen van een sterk lineair verband. De Vries (1995) acht het mogelijk dat tussen individuen een gelijk aantal interacties kan worden waargenomen dat als storende factor fungeert. Dit beïnvloed het lineaire verband dat Landau's index aantoont, waardoor deze een lagere waarde aanneemt. Zie bijlage VI voor nadere uitleg. Ditzelfde wordt voor dominantie en bestijgen eveneens aangetoond door de correlatie van de norm. DS en de Confidence waarden van de Cardinal Rank. Binnen dominantie bestaat daarnaast overlap tussen de drie hoogstgeplaatste mannetjes. Dit betekent dat AM10, AM12 en AM4 geen vaste plaats in de top 3 van de hiërarchie hebben, maar AM10 bekleed de eerste plaats wel het meest. Daaronder bestaat er in deze volgorde meer wisseling van dominantie, te weten tussen AM4, AM9, AM7, AM8, AM2, AM6, SAM18 en AM14. Uit tabellen De rangorde van individuen voor agressie verschilt met de rangorde voor dominantie.
Afwezigheid van een absolute rangorde is overeenstemmend met de literatuur (Hemelrijk & Luteijn, 1998; Romero & Castellanos, 2010). Bepaling van deze rangorde is gebaseerd op de analyse van het aantal samples. De hierop gebaseerde bevindingen zijn overeenkomstig met de waarde van de Landau index en is overeenkomstig met andere onderzoeken met een onderzoekspopulatie van mantelbavianen >50 (Gil-Burmann, Peláez & Sánchez, 1998; Romero & Castellanos, 2010). Aan de precisie van de handmatige uitvoer wordt getwijfeld, maar er is niet achterhaald welke factor deze precisie beïnvloedt daar het ontstane verschil klein en vergelijkbaar is. De toetsing van hiërarchie, zowel middels dominantie als bestijgen, heeft verschillen opgeleverd in de volgorde van rangorde die de gehanteerde methoden (norm. DS en Cardinal Rank) weergeven. De oorzaak ligt bij afwezigheid van de correctie op weinig en absente interacties tussen individuen. Hierdoor krijgen individuen met weinig tot geen interacties een hogere waarde toebedeeld dan individuen die meer interacties

verloren hebben. De Cardinal Rank methode kan niet toegepast worden op matrixen zonder waarden onder diens diagonaallijn (zie de Vries, 1998). Dit was in dit onderzoek niet het geval.

Het bepalen van de frequentie van agressief gedrag per mannetje leidde tot een top 5 van meest geïnitieerd agressief gedrag. AM10 bekleedt veruit de eerste plaats, omdat hij veel gedrag naar andere mannetjes heeft geïnitieerd. AM8, AM12, AM9 en AM6 vullen de overige plaatsen in deze top 5. Van ontvangen agressief gedrag staat hij op plaats twee, voorgegaan door AM14. AM4 en AM5 hebben na hen de meeste agressieve gedragingen ontvangen.

De dataverzamelingsperiode vond plaats in februari en maart. De individuen scholen tijdens deze periode op drie dagen lange tijd tegen de weersomstandigheden. Het is aannemelijk dat tijdens de zomerperiode, wanneer de individuen warmere en drogere weersomstandigheden ervaren die beter op hun fysiologie aansluit (Wildman *et al.*, 2004), minder tijd aan schuilen zullen spenderen.
De beschreven toename van agressief gedrag tijdens voederbeurten door voedselcompetitie (Deleu, 1998; Gil-Burmann et al., 1998), bleek op deze populatie niet van toepassing. De monopolistische wijze van voedselvergaring, zoals herhaaldelijk beschreven wordt (Leinfelder *et al.*, 2001; Romero & Castellanos, 2010), is niet van toepassing op deze populatie daar het voedsel verspreid over het buitenverblijf wordt aangeboden.

De interactiematrixen voor dominant en agressief gedrag tonen naast gewonnen en verloren interacties, ook interacties tussen de mannetjes waarbij de ontvangen en geïnitieerde frequentie gelijk is (respectievelijk 12 en 8), evenals als niet aangegane interacties (respectievelijk 27 en 69) aan tussen individuen, twee mogelijke uitkomsten die Romero & Castellanos (2010) ook beschrijven. Dit maakt dat hieruit geputte resultaten zorgvuldig en voorzichtig geïnterpreteerd dienen te worden (de Vries, 1995; Galimberti *et al.*, 2003). Dit wil echter niet zeggen dat sommige individuen niet hebben deelgenomen aan de hiërarchie, maar voorafgaand aan de dataverzameling een dominantierelatie tot stand hebben gebracht met dominantere individuen dat geen agonistisch gedrag meer behoeft (Hemelrijk, 1999). De subordinate mannetjes zijn minder dominante interacties met andere mannetjes aangaan, zoals in andere literatuur ook vermeld wordt (Kummer, 1995; Romero & Castellanos, 2010). Zij hebben gemiddeld evenveel interacties uitgevoerd naar andere mannetjes als de sub-adulte mannetjes.

5. Aanbevelingen

Om de populatie mantelbavianen geïnformeerd te kunnen blijven beheren wordt geadviseerd de dierverzorgers tijd te laten steken in het herkenbaar houden van de volwassen mannetjes en hun harems. Jongen dienen hiervoor binnen een half jaar gechipt te moeten worden, en de vader (haremleider) en moeder worden vermeldt.
Om een oncontroleerbare populatiegroei te voorkomen wordt geadviseerd vrouwtjes een implantaat dat de kans op jongen uitstelt te geven, in plaats van sterilisatie van mannetjes of vrouwtjes.

Wanneer er dieren uit de huidige populatie moeten worden weggehaald is de beste methode het weghalen van een heel harem, of anders het mannetje van een kleiner harem die niet hoog in de rangorde staat. In deze populatie zal dit AM2 of AM15 zijn. Een andere optie is het weghalen van jongen die nog geen plek in de rangorde hebben of nog geen moeder zijn geworden.

Indien dit onderzoek over enkele jaren opnieuw moet gebeuren of een andere populatie onderzocht moet worden zijn er aspecten aan het huidige onderzoek die misschien verbeterd kunnen worden.

Om de harems beter te kunnen onderscheiden kan dit onderzoek beter in de warmere lente, zomer en eventueel herfst maanden gedaan worden. Tijdens hogere temperaturen zullen de harems verder uit elkaar zitten en kunnen deze beter gevolgd kunnen worden.
Eventueel zullen coalities tussen mannetjes zich ook beter tonen in de warmere temperatuur. Koudere maanden, rond een temperatuur van 5 graden, worden echter geadviseerd om de dominantie en agressie onder de loep te nemen. Omdat de mannetjes dichter bij elkaar in de buurt zijn zullen zij vaker in de positie komen om dominant of agressief gedrag te vertonen.

Verder heeft dit onderzoek aangetoond dat bij onderzoek naar dominantie het gedrag ‘bestijgen’ geen garantie biedt voor het verkrijgen van een juiste dataset van dominantie, wanneer er naast volwassen ook subordinate individuen worden geobserveerd. Er worden hierom twee aanbevelingen gedaan: 1) wanneer het gedrag ‘bestijgen’, zoals toegepast in dit onderzoek, gebruikt wordt dienen de subordinate individuen uit de dataset geweerd te worden; 2) wanneer er wel subordinate individuen in de dataset zijn opgenomen, dient het gedrag ‘bestijgen’ in een combinatie van gedragingen gebruikt te worden.

Literatuur

Publicaties

Abegglen, J.J. 1984, *On Socialization in Hamadryas Baboons: a field study*. Associated University Presses, Cranbury

Adèr, H. J., Mellenbergh G. J., & Hand, D. J. 2008, *Advising on research methods: A consultant's companion*. Johannes van Kessel Publishing, Huizen

Appleby, M. C. (1983). 'The probability of linearity in hierarchies'. *Animal Behaviour*, Vol.31, 600-608

Barton, R.A., Byrne, R.W. & Whiten, A. (1996). 'Ecology, feeding and social structure in baboons'. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Vol.38, 321-329

Barrett, L., Gaynor, D., Rendall, D., Mitchell, D. & Henzi, S.P. (2003) 'Habitual cave use and thermoregulation in chacma baboons (Papio hamadryas ursinus)'. *Journal of Human Evolution,* Vol.46:2, 215-222

Biquand, S., Biquand-Guyot, V., Boug. A., & Gautier, J.P. (1992). 'Group composition in wild and commensal hamadryas baboons: a comparative study in Saudi Arabia'. *International Journal of Primatology*, Vol.13, 533-543

Birrell, A.M., Hennessy, A., Gillin, A., Horvath, J. & Tiller, D. 'Reproductive and neonatal outcomes in captive bred baboons (*Papio hamadryas*). *Journal of Medical Prirnatology,* Vol.25, 287-293

Boere, V. (2001). 'Environmental enrichment for neotropical primates in captivity'. *Ciência Rural*, Vol.3:3, 543-551

Boyd, R. & Silk, J.B. (1983). 'A method for assigning cardinal dominance ranks'. *Animal Behaviour*, Vol.31, 45-58

Brent, L., Koban, T. & Evans, S. (2003) 'The influence of temperature on the behavior of captive mother-infant baboons'. *Behaviour,* Vol.140:2, 209-224

Bronikowski, A.M., Altmann, J., Brockman, D.K., Cords, M., Fedigan, L.M., Pusey, A., Stoinski, T., Morris, W.F., Strier, K.B. & Alberts, S.C. (2011). 'Aging in the Natural World: Comparative Data Reveal Similar Mortality Patterns Across Primates'. *Science*, Vol.331:6022, 1325-1328

Byrne, R. W., Whiten, A. & Henzi, S. P. (1990) 'Social relationships of mountain baboons: Leadership and affiliation in a non-female-bonded monkey'. *American Journal of Primatology,* Vol.20:4, 313-329

Chance, M.R.A. (1967) Attention Structure as the Basis of Primate Rank Orders. *MAN,* New Series, Vol.2:4, 503-518

Colmenares, F. (1991a). 'Greeting, aggression, and coalitions between male baboons: demographic correlates'. *Primates*, Vol.32, 453-463

Colmenares, F. (1991b). 'Greeting behaviour between male baboons: oestrous females, rivalry and negotiation'. *Animal Behaviour*, Vol.41, 49-60

Colmenares, F. (1992) Clans and Harems in a Colony of Hamadryas and Hybrid Baboons: Male Kinship, Familiarity and the Formation of Brother-Teams. *Behaviour*, Vol.121:1/2, 61-94

Colmenares, F., Zaragoza, F., Hernández-Lloreda, M.V. (2002) Grooming and Coercion in One-Male Units of Hamadryas Baboons: Market Forces or Relationship Constraints? *Behaviour,* Vol.139:11/12, 1525-1553

Cords, M. (1997) 'Friendship, alliances, reciprocity and repair'. *Machiavellian intelligence II*. Ed. Whiten, A. & Byrne, R.W. Cambridge, Cambridge University Press, 24-49

David, H.A. 1988, *The Method of Paired Comparisons*. Charles Griffin, London

Deleu, R. (1998). 'Dominantiestructuur en monopoliseerbaarheid van gelimiteerde hulpbronnen bij adulte vrouwelijke mantelbavianen (*Papio hamadryas hamadryas*) in gevangenschap'. Licentiaatsthesis, Universiteit Gent

Drews, C. (1993) 'The concept and definition of dominance in animal behaviour'. *Behaviour*, Vol.125, 283-313

Dunbar, R.I.M. (1991). 'Functional Significance of Social Grooming in Primates'. *Folia Primatology*, Vol.57, 121-131

Dunbar, R.I.M. (1992). 'Time: a hidden constraint on the behavioural ecology of baboons'. Behavioural Ecology & Sociobiology, Vol.33, 35-49

Dunbar, R.I.M. (2010). 'The social role of touch in humans and primates: Behavioural function and neurological mechanisms'. *Neuroscience and biobehavioral*, Vol.34, 260-268

Galimberti, F., Fabiani, A. & Boitani, L. (2003). 'Socio-spatial levels in linearity analysis of dominance hierarchies: a case study on elephant seals'. *Journal of Ethology*, Vol.21, 131-136

Gammell, M.P., de Vries, H., Jennings, D.J., Carlin, C.M. & Hayden, T.J. (2003). 'David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index'. *Animal Behaviour*, Vol.66, 601-605

Gil-Burmann, C., Peláez, F., Sánchez, S. (1998) Variations in Competitive Mechanisms of Captive Male Hamadryas-like Baboons in Two Feeding Situations. *Primates*, Vol.39:4, 473-484

Gippoliti, S. & Ehardt, T. (2008). "*Papio hamadryas*". The IUCN Red List of Threatened Species 2008
Grueter, C.C., & Zinner, D. (2004). 'Nested societies. Convergent adaptations of baboons and snub-nosed monkeys?' *Primate Report*, Vol.70, 1-98
Grueter, C.C., Chapais, B. & Zinner, D. (2012) 'Evolution of Multilevel Social Systems in Nonhuman Primates and Humans'. *International Journal Primatology*, Vol.33, p.1002-1037
Hemelrijk, C.K. (1999). 'An individual-oriented model of the emergence of despotic and egalitarian societies'. *Proceedings of the Royal Society of London*, Series B, Vol.266, 361-369
Henzi, S.P., Lycett, J.E., Weingrill, A. & Piper, S.E. (2000). 'Social Bonds and the Coherence of Mountain Baboon Troops'. *Behaviour*, Vol.137, 663-680
Jolly, C.J. & Phillips-Conroy, J.E. (2003). 'Testicular Size, Mating System, and Maturation Schedules in Wild Anubis and Hamadryas Baboons'. *International Journal of Primatology*, Vol.24:1
Judge P.G. & de Waal, F.B.M. (1997). 'Rhesus monkey behaviour under diverse population densities: coping with long-term crowding'. *Animal Behaviour,* Vol.54, 643-662
Judge, P.G. (2000). 'Coping with crowded conditions'. In: *Natural conflict resolution*. Ed. Aureli, F. & de Waal, F.B.M. Berkeley: University of California Press, 129–154
Kingsma, A. & Kroon, J. (2002). 'De sociale structuur en organisatie van de troep mantelbavianen in Dierenpark Amersfoort*'.* Gevonden op 25 september 2015. Bachelor scriptie, Van Hall Larenstein, Nederland
Koenig, A. & Borries, C. 2006, 'The predictive power of socioecological models: a reconsideration of resource characteristics, agonism, and dominance hierarchies'. *Feeding ecology in Apes and Other Primates: Ecological Physical and Behavioral Aspects*. Ed. Hohmann, G., Robbins, M.M. & Boesch, C. New York: Cambridge University Press, 263-284
Kummer, H., & Kurt, F. 1965, 'A comparison of social behavior in captive and wild hamadryas baboons'. *The Baboon in Medical Research: Proceedings of the First International Symposium on the Baboon and Its Use as an Experimental Animal*. Ed. Vagtborg, H. Austin: University of Texas Press, 65-80
Kummer, H. 1968, *Social organization of hamadryas baboons*. Chicago: The University of Chicago Press
Kummer, H. (1969). 'Social Organization of Hamadryas Baboons: A Field Study'. *American Anthropologist*, Vol.71:4, 780-783
Kummer, H. (1984). 'From Laboratory To Desert And Back: A Social System Of Hamadryas Baboons'. Animal Behavior, Vol.32, 965-971
Kummer, H. 1995, *In quest of the sacred baboon: a scientist's journey*. Princeton, Princeton University Press
Leinfelder, I., De Vries, H., Deleu, R., & Nelissen, M. (2001). 'Rank and Grooming Reciprocity Among Females in a Mixed-Sex Group of Captive Hamadryas Baboons'. *American Journal of Primatology*,Vol.55, 25–42
Hemelrijk, C.K. & Luteijn, M. (1998). 'Philopatry, male presence and grooming reciprocation among female primates: a comparative perspective'. *Behavioural Ecology & Sociobiology*, Vol.42, 207-215
Martin, P. & Bateson, P. 1993, *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*. Cambridge University Press, Cambridge
Novak, M.A. & Suomi, S.J. (1988). 'Psychological Well-being of Primates in Captivity'. *American Psychologist*, Vol.43:10, 765-773
Nowak, R. 1999, *Walker's Mammals of the World, Sixth Edition*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore
Pines, M., Saunders, J. & Swedell, L. (2011) 'Alternative Routes to the Leader Male Role in a Multi-Level Society: Follower vs. Solitary Male Strategies and Outcomes in Hamadryas Baboons'. *American Journal of Primatology,* Vol.73, 679-691
Romero, T. & Castellanos, M.A. (2010). 'Dominance relationships among male Hamadryas baboons'. *Journal of Ethology*, Vol.28, 113-121
Rowell, T.E. (1967). 'A Quantitative Comparison of the Behaviour of a Wild and a Caged Baboon Group'. *Animal Behaviour*, Vol.15, 499-509
Schreier, A. & Swedell, L. (2009) 'Male Aggression towards Females in Hamadryas Baboons: Conditioning, Coercion, and Control'. *Sexual Coercion in Primates and Humans: An Evolutionary Perspective on Male Aggression Towards Females*. Ed. Muller, M.N. & Wrangham, R.W.. Cambridge, Harvard University Press, 244-259
Sigg, H. (1980) 'Differentiation of Female Positions in Hamadryas One-Male-Units'. *Ethology,* Vol.53:3, 265-302
Silk, J.B., Beehner, J.C., Bergman, T.J., Crockford, C., Engh, A.L., Moscovice, L.R., Wittig, R.M., Seyfarth, R.M. & Cheney, D.L. (2010). 'Strong and Consistent Social Bonds Enhance the Longevity of Female Baboons'. *Current Biology*, Vol.20, 1359-1361
Smuts, B.B. 1985, *Sex and frienships in baboons*. Aldine Publishing Company, New York

Stammbach, E. (1987). 'Desert, forest and montane baboons: Multilevel-societies'. Ed. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham, & T.T. Struhsaker, *Primate societies*, 121-134. Chicago: The University of Chicago Press

Sterck, E.H.M., Watts, D.P. & van Schaik, C.P. (1997). 'The evolution of female social relationships in nonhuman primates'. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Vol.41, 291-309

Swedell, L. & Saunders, J. 2006, *Reproduction and Fitness in Baboons*. Springer Science + Business Media, Philadelphia

Swedell, L. (2002). **'**Affiliation Among Females in Wild Hamadryas Baboons (*Papio hamadryas hamadryas*)'. *International Journal of Primatology*, Vol.23:6

Swedell, L. & Leigh, S.R. (2006). 'Perspectives on Reproduction and Life History in Baboons'. In: *Reproduction and Fitness in Baboons*. Ed. Tuttle, R.H.: University of Chicago, 1–16

Tallet, C., Veissier, I. & Boivin, X. (2009). 'How does the method used to feed lambs modulate their affinity to their human caregiver?' *Applied Animal Behaviour Science*, Vol.119, 56-65

Treat, C.A. (2013). *A social network analysis of Hamadryas baboons*. Bucknell University*,* Student's Theses, United States

Vervaecke, H., Stevens, J.M.G., Vandermoortele, H., Sigurjónsdóttir, H. & De Vries, H. (2007). 'Agression and dominance in matched groups of subadult Icelandic horses (*Equus caballus*)'. *Journal of Ethology*, Vol.25;3, 239-248

de Vries, H. (1995). 'An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships'. *Animal Behaviour*, Vol.50, 1375-1389

de Vries, H. (1998). 'Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review'. *Animal Behaviour*, Vol.55**,** 827-843

de Vries, H., Stevens, J.M.G. & Vervaecke, H. (2006). 'Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies'. *Animal Behaviour*, Vol.71, 585-592

Wildman, D.E., Bergman, T.J., al-Aghbari, A., Sterner, K.N., Newman, T.K., Phillips-Conroy, J.E., Jolly, C.J., & Disotell, T.R. (2004). 'Mitochondrial evidence for the origin of hamadryas baboons'. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Vol.32, 287-296

Wittig, R.M., Crockford, C., Lehmann, J., Whitten, P.L., Seyfarth, R.M., and Cheney, D.L. (2008). 'Focused Grooming Networks And Stress Alleviation In Wild Female Baboons'. *Hormones and Behavior*, Vol.54;1, 170-177

Wolf, N., S. & Austad, S. (2010) Introduction: Lifespans and Pathologies Present at Death in Laboratory Animals. *The Comparative Biology of Aging*, pp. 1-26

Wolfensohn, S. & Honess, P. 2005, *Handbook of Primate Husbandry and Welfare*. Blackwell Publishing Ltd, New Jersey

Wrangham, R.W. (1980). 'An Ecological Model of Female-Bonded Primate Groups'. *Behaviour*, Vol.75:3, 262-300

Zinner, D., Schrod, A. & Krebs, E. (2006) 'Early sexual maturity in male hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) and its reproductive implications. *American Journal of Physiological Anthropology*, Vol.129, 584–590

Internetbronnen

DierenPark Amersfoort (2015a). *Mantelbaviaan*. Gevonden op 8 oktober 2015, op **http://www.dierenparkamersfoort.nl/**

DierenPark Amersfoort (2015b). *Over Dierenpark Amersfoort*. Gevonden op 28 oktober 2015, op **http://www.dierenparkamersfoort.nl/**

Shefferly, N. (2004). "Papio hamadryas". Beschikbaar van: **www.animaldiversity.org** (Gevonden op 28 september, 2015)

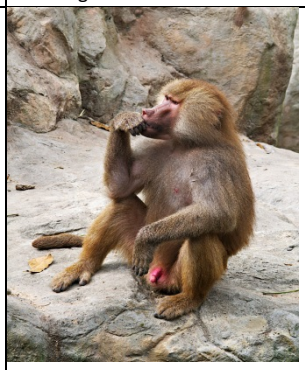
Persoonlijke communicatie

Kamphorst, Herma (2015). Hoofddierverzorger primaten Dierenpark Emmen, administratiehouder verwantschap mantelbavianen Dierenpark Emmen

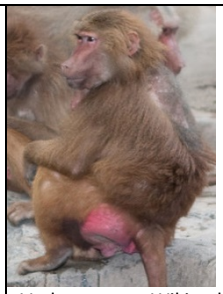
Van der Meer, Raymond (2016). Curator Dierenpark Amersfoort

Bijlage I - Visualisatie uiterlijke kenmerken per leeftijdscategorie

Mannetjes

baby	 **© Robert Pickett**		Sub-adult	 **© Elio Della Ferrera**
infant	 Verkregen van Auckland Zoo		adult	 Verkregen van Animalphotos.me
Juvenile	 Verkregen van ClubSnap.com			

Vrouwtjes

Baby	 **© Robert Pickett**		Juvenile	 Verkregen van Wikipedia
Infant	 Verkregen van Auckland Zoo		Adult	 **© Mike Hill**

Bijlage II - Notitieformulieren

Observatieformulier haremidentificatie

Datum	Tijd	Mannetje	Foto's

Datum	Tijd	Mannetje	Foto's

Preparatieformulier haremidentificatie

			Deelnemers (adulte vrouwtjes, sub-ordinaten, juvenielen)		
Datum	**Tijd**	**Mannetje**	**Volgen**	**Vlooien**	**Schuilen**

Observatieformulier dominant en agressief gedrag

Datum	Tijd	Aanstichter / Dominante	Ontvanger / Onderdanige	Agressie	Dominantie

Bijlage III - Codeboek haremrelaties

Nr. variabele	Naam variabele	Label variabele binnen SPSS	Labelwaarde	Schaal
1-17	Mannetjes	Elk mannetje heeft zijn eigen kolom	Geen	Ratio/interval
2	Datum	Datum van scan	Geen	Ratio/interval
3	Weer	Weertype tijdens scan	1=zonnig 2=licht bewolkt 3=bewolkt 4=regen 5=sneeuw 6=mist	Nominaal
4	Temperatuur	Temperatuur tijdens scan	Geen	Ratio/interval
5	Tijd	Tijd bij aanvang scan	Geen	Ratio/interval
6	Eiland	Eiland waarop mannetje zich bevindt	1=eiland A 2=eiland B 3=eiland C	Nominaal

Bijlage IV - Uitleg Landau Index, David's Score en Cardinal Rank

De Landau Lineariy Index berekent het lineair verband in de dominantiehiërarchie die een eventueel aanwezige overlap in de rangorde kan aantonen (de Vries, 1998). Deze index geeft een waarde tussen 0 en 1, waarbij 0 geen lineair verband aantoont en 1 een volledig lineair verband, en is als volgt:

$$h = \frac{12}{(\frac{n^3}{n})} \sum_{i=1}^{n} \left[V_i - \frac{(n-1)}{2} \right]^2$$

In deze index betekent V_i het aantal individuen dat door individu *i* gedomineerd wordt (hierbij worden per individu alle gewonnen interacties met waarde 1, alle interacties tussen de mannetjes waarbij de ontvangen en geïnitieerde frequentie gelijk is met waarde 0,5 en alle verloren interacties met waarde 0 opgeteld), *n* het aantal individuen in de populatie en *12* de geassocieerde betrouwbaarheid.

De Vries (1995) heeft een correctie-index opgezet om te corrigeren voor interacties tussen mannetjes waarbij de ontvangen en geïnitieerde frequentie gelijk is. Deze is als volgt:

$$h' = h + \frac{6}{(n^3 - n)} u$$

In deze correctie-index betekent *6* de geassocieerde betrouwbaarheid en *u* betekent het totaal aantal interacties tussen de mannetjes waarbij de ontvangen en geïnitieerde frequentie gelijk is.

De David's Score hanteert de proportionele winst en verlies van *i* ten opzichte van *j* om de rangorde te bepalen en corrigeert voor de momenten waarbij *j* van *i* wint (David, 1988; Gammell *et al.*, 2003; de Vries, Stevens & Vervaecke, 2006). Hierbij ontstaat een waarde tussen 0 en 1, waarbij 0 een hoge dominantie betekent en 1 een lage dominantie. Deze methode kent een correctie aangebracht door de Vries (1998) om het totaal aantal interacties tussen *i* en *j* mee te wegen in *i*'s proportionele winstkans. De formule, met de correctie uitgelegd in de definitie van de variabelen, is als volgt:

$$DS = w + w_2 - l - l_2$$

Hierbij is *w* de som van *i*'s proportionele winstverhouding met *j* en het aantal tussen hen geobserveerde interacties aangeduid met *x+1* ($w=\sum P_{ij}-(P_{ij}-0,5)/(x+1)$), *l* is de som van *i*'s proportionele verliesverhouding met *j* en het aantal tussen hen geobserveerde interacties aangeduid met *x+1* ($l=\sum P_{ji}-(P_{ji}-0,5)/(x+1)$), w_2 is de winstverhouding van individuen met hun *j* waarvan *i* gewonnen heeft ($w_2=\sum w_j P_{ij}$), en l_2 is het verlies van de individuen van hun *j* waarvan *i* verloren heeft ($l_2=\sum l_j P_{ji}$).
Daarna wordt normalisatie van de gewogen proportionele winst toegepast in de vervolgformule:

$$NormDS = \frac{DS + \frac{N(N-1)}{2}}{N}$$

De tweede methode is de Cardinal Rank van Boyd en Silk (1983), gebaseerd op het Bradley-Terry model. Deze methode kent elk betrokken individu een waarde toe (D_i) vanuit de frequentie van diens winst en verlies ten opzichte van de waarde van hun interactiepartner (D_j). Hierbij wordt op basis van de frequentie van het verschil tussen D_i en D_j de kans op succesvolle dominante interacties berekent. Deze methode kan niet toegepast worden op matrixen zonder waarden onder diens diagonaallijn (zie de Vries, 1998). Overlappende waarden wijzen op een niet absolute rangorde.

Bijlage V - Diagonaalmatrixen dominantie en agressie

Diagonaalmatrix interacties dominantie

Initiator \ Ontvanger	1	2	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	TOT:
1		1	1	0	1	1	0	4	0	0	1	0	0	0	0	3	1	13
2	2		5	1	1	0	2	0	3	3	2	0	1	6	1	3	2	32
4	3	1		2	1	5	6	3	2	4	2	3	3	3	2	5	0	45
5	0	1	0		1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	6
6	1	0	0	2		1	2	0	2	1	0	9	3	1	0	1	2	25
7	3	4	2	0	3		1	1	1	1	2	1	5	1	1	3	1	30
8	6	4	5	1	2	1		3	3	4	2	10	1	2	7	4	1	56
9	4	4	2	0	1	1	5		1	2	0	2	1	2	0	5	0	30
10	2	8	3	2	0	2	11	3		2	6	19	4	2	1	9	2	76
11	0	0	0	0	1	0	0	1	0		1	1	1	2	0	2	0	9
12	1	2	7	0	0	4	9	0	1	3		2	2	1	4	0	0	36
13	1	1	0	1	0	0	0	0	6	0	0		0	0	0	1	0	10
14	1	1	2	1	1	2	2	0	0	4	3	1		2	0	3	0	23
15	0	2	0	1	0	3	1	0	1	4	0	0	0		0	1	0	13
16	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0		0	0	3
17	0	0	1	0	2	0	3	2	1	0	2	0	2	0	0		0	13
18	0	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0		8
TOT:	24	29	28	11	18	21	44	18	24	28	23	49	23	22	17	40	9	

Diagonaalmatrix interacties agressie

Aanstichter \ Deelnemer	1	2	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	TOT:
1		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
2	1		1	1	0	0	1	0	4	1	1	0	1	0	0	0	0	11
4	0	0		0	1	2	1	1	2	0	0	1	1	0	0	0	1	10
5	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
6	0	0	1	2		2	0	1	1	0	1	1	1	2	0	0	1	13
7	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	4
8	1	1	3	0	0	0		1	2	1	1	0	1	1	2	3	0	17
9	0	0	2	1	0	2	0		5	0	0	1	0	2	0	1	0	14
10	0	1	2	0	0	2	2	3		0	1	5	3	0	4	1	1	25
11	0	0	0	0	0	0	0	1	0		0	0	1	0	0	1	0	3
12	0	2	1	1	0	0	0	0	0	3		0	6	2	2	0	0	17
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		1	0	0	0	0	1
14	0	1	1	2	0	0	1	0	0	3	0	0		3	0	0	0	11
15	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	2	0	1		0	0	0	8
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0
17	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0		0	1
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0		2
TOT:	2	6	11	9	1	9	5	8	14	9	6	9	19	11	10	6	4	

Bijlage VI - Codeboek Dominant en Agressief gedrag Excel

Nr. variabele	Naam variabele	Label variabele	Labelwaarde
1	Datum	Datum van sample	Geen
2	Tijd	Tijd van sample	Geen
3	Initiator	Individu die het sample initieert	Geen
4	Ontvanger	Individu die deelneemt in sample	Geen
5	Dom_agr	Dominant of agressief gedrag in sample	1=Dominantie 2=Agressie
6	Dom_cat	Dominantie verdeelt in gedragingen	1=Bestijgen 2=Uitwijken 3=Wegrennen 9=Onbekend

Bijlage VII - Relatiematrix dominantie

Diagonaalmatrix dominantiehiërarchie																		
		Verliezer																
		1	**2**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**
Winnaar	**1**		0,0	0,0	0,5	0,5	0,0	0,0	0,5	0,0	0,5	0,5	0,0	0,0	0,5	0,5	1,0	1,0
	2	1,0		1,0	0,5	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,5	0,0	0,5	1,0	1,0	1,0	1,0
	4	1,0	0,0		1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	0,0	1,0	0,5	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
	5	0,5	0,5	0,0		0,0	0,5	1,0	1,0	0,0	0,5	0,5	0,0	0,0	0,0	0,5	0,5	0,5
	6	0,5	0,0	0,0	1,0		0,0	0,5	0,0	1,0	0,5	0,5	1,0	1,0	1,0	0,5	0,0	0,0
	7	1,0	1,0	0,0	0,5	1,0		0,5	0,5	0,0	1,0	0,0	1,0	1,0	0,0	0,5	1,0	1,0
	8	1,0	1,0	0,0	0,0	0,5	0,5		0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	1,0	1,0	1,0	1,0
	9	0,5	1,0	0,0	0,0	1,0	0,5	1,0		0,0	1,0	0,5	1,0	1,0	1,0	0,5	1,0	0,5
	10	1,0	1,0	1,0	1,0	0,0	1,0	1,0	1,0		1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	0,5
	11	0,5	0,0	0,0	0,5	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0	1,0	0,0	0,0	0,5	1,0	0,5
	12	0,5	0,5	1,0	0,5	0,5	1,0	1,0	0,5	0,0	1,0		1,0	0,0	1,0	1,0	0,0	0,5
	13	1,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0	0,5	0,5	1,0	0,0
	14	1,0	0,5	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	1,0	1,0	1,0		1,0	0,5	1,0	0,5
	15	0,5	0,0	0,0	1,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,5	0,0		0,5	1,0	0,5
	16	0,5	0,0	0,0	0,5	0,5	0,5	0,0	0,5	0,0	0,5	0,0	0,5	0,5	0,5		0,5	0,0
	17	0,0	0,0	0,0	0,5	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,5		0,5
	18	0,0	0,0	0,5	0,5	1,0	0,0	0,0	0,5	0,5	0,5	0,5	1,0	0,5	0,5	1,0	0,5	

Bijlage VIII- Matrix gemiddelde onderlinge afstand

	AM1	AM2	AM4	AM5	AM6	AM7	AM8	AM9	AM10	AM11	AM12	AM13	AM14	AM15	SAM16	SAM17	SAM18
AM1	0	14.78	19.89	14.31	15.18	16.2	20.12	19.32	22.14	17.06	15.13	22.57	15.07	15.74	19.46	20.7	13.69
AM2	14.78	0	17.11	12.35	14.19	14.36	18.64	15.2	20.6	14.43	11.38	21.34	12.55	12.79	18.85	21.44	15.95
AM4	19.89	17.11	0	14.9	17.54	14.61	17.88	20.06	17.38	15.79	16.09	17.99	14.76	15.14	16.83	19.04	17.88
AM5	14.31	12.35	14.9	0	7.66	8.65	16.21	16.46	18.84	15.02	13.15	18.82	7.73	11.53	16.16	19.08	12.34
AM6	15.18	14.19	17.54	7.66	0	11.71	17.8	16.76	18.69	17.46	14.13	18.65	12.24	14.79	15.94	20.34	13.38
AM7	16.2	14.36	14.61	8.65	11.71	0	16.77	17.98	18.8	14.74	13.17	18.67	9.86	12.2	16.43	17.94	14.17
AM8	20.12	18.64	17.88	16.21	17.8	16.77	0	17.81	15.89	20.54	17.69	15.68	16.39	17.38	13.83	20.91	14.4
AM9	19.32	15.2	20.06	16.46	16.76	17.98	17.81	0	20.73	20.37	17.22	21.01	16.84	18.37	18.4	18.21	18.42
AM10	22.14	20.6	17.38	18.84	18.69	18.8	15.89	20.73	0	19.8	18.58	4.36	18.03	19.24	7.66	22.85	17.4
AM11	17.06	14.43	15.79	15.02	17.46	14.74	20.54	20.37	19.8	0	12.2	20.05	13.49	12.43	19.07	20.5	16.71
AM12	15.13	11.38	16.09	13.15	14.13	13.17	17.69	17.22	18.58	12.2	0	18.58	12.45	12.66	16.33	20.28	15.9
AM13	22.57	21.34	17.99	18.82	18.65	18.67	15.68	21.01	4.36	20.05	18.58	0	18.03	19.96	8.18	21.82	17.61
AM14	15.07	12.55	14.76	7.73	12.24	9.86	16.39	16.84	18.03	13.49	12.45	18.03	0	10.43	15.11	19.32	14.09
AM15	15.74	12.79	15.14	11.53	14.79	12.2	17.38	18.37	19.24	12.43	12.66	19.96	10.43	0	17.23	19.24	15.7
SAM16	19.46	18.85	16.83	16.16	15.94	16.43	13.83	18.4	7.66	19.07	16.33	8.18	15.11	17.23	0	21.23	16.03
SAM17	20.7	21.44	19.04	19.08	20.34	17.94	20.91	18.21	22.85	20.5	20.28	21.82	19.32	19.24	21.23	0	22.4
SAM18	13.69	15.95	17.88	12.34	13.38	14.17	14.4	18.42	17.4	16.71	15.9	17.61	14.09	15.7	16.03	22.4	0

Bijlage IX - Datapreparatie Cardinal Rank Score

Dominance probability Matrix, sorted on Cardinal Rank:																	
	AM10	**AM12**	**AM04**	**AM09**	**AM07**	**AM08**	**AM02**	**AM06**	**SAM18**	**AM14**	**AM05**	**AM01**	**AM15**	**SAM17**	**AM11**	**AM13**	**SAM16**
AM10	**0.50**	0.61	0.61	0.63	0.63	0.68	0.68	0.71	0.72	0.72	0.80	0.80	0.81	0.86	0.89	0.90	0.91
AM12	0.39	**0.50**	0.50	0.52	0.52	0.57	0.57	0.60	0.62	0.62	0.71	0.71	0.73	0.80	0.83	0.84	0.87
AM04	0.39	0.50	**0.50**	0.52	0.52	0.57	0.57	0.60	0.62	0.62	0.71	0.71	0.73	0.80	0.83	0.84	0.87
AM09	0.37	0.48	0.48	**0.50**	0.50	0.55	0.55	0.58	0.60	0.60	0.69	0.70	0.72	0.79	0.82	0.83	0.86
AM07	0.37	0.48	0.48	0.50	**0.50**	0.55	0.55	0.58	0.59	0.59	0.69	0.69	0.71	0.79	0.82	0.83	0.86
AM08	0.32	0.43	0.43	0.45	0.45	**0.50**	0.50	0.54	0.55	0.55	0.65	0.65	0.67	0.75	0.79	0.80	0.83
AM02	0.32	0.43	0.43	0.45	0.45	0.50	**0.50**	0.53	0.55	0.55	0.65	0.65	0.67	0.75	0.79	0.80	0.83
AM06	0.29	0.40	0.40	0.42	0.42	0.46	0.47	**0.50**	0.51	0.51	0.62	0.62	0.64	0.73	0.77	0.78	0.81
SAM18	0.28	0.38	0.38	0.40	0.41	0.45	0.45	0.49	**0.50**	0.50	0.61	0.61	0.63	0.72	0.76	0.77	0.80
AM14	0.28	0.38	0.38	0.40	0.41	0.45	0.45	0.49	0.50	**0.50**	0.60	0.61	0.63	0.72	0.76	0.77	0.80
AM05	0.20	0.29	0.29	0.31	0.31	0.35	0.35	0.38	0.39	0.40	**0.50**	0.50	0.53	0.62	0.67	0.69	0.72
AM01	0.20	0.29	0.29	0.30	0.31	0.35	0.35	0.38	0.39	0.39	0.50	**0.50**	0.52	0.62	0.67	0.69	0.72
AM15	0.19	0.27	0.27	0.28	0.29	0.33	0.33	0.36	0.37	0.37	0.47	0.48	**0.50**	0.60	0.65	0.67	0.70
SAM17	0.14	0.20	0.20	0.21	0.21	0.25	0.25	0.27	0.28	0.28	0.38	0.38	0.40	**0.50**	0.55	0.57	0.62
AM11	0.11	0.17	0.17	0.18	0.18	0.21	0.21	0.23	0.24	0.24	0.33	0.33	0.35	0.45	**0.50**	0.52	0.57
AM13	0.10	0.16	0.16	0.17	0.17	0.20	0.20	0.22	0.23	0.23	0.31	0.31	0.33	0.43	0.48	**0.50**	0.54
SAM16	0.09	0.13	0.13	0.14	0.14	0.17	0.17	0.19	0.20	0.20	0.28	0.28	0.30	0.38	0.43	0.46	**0.50**