

Sonderdruck aus “ZEITSCHRIFT DES KÖLNER ZOO”

37. Jahrgang, Heft 2 (1994), S. 65–77

---

# **Systematik der Gibbons**

THOMAS GEISSMANN



# Systematik der Gibbons

THOMAS GEISSMANN

Fotos und Tabellen: THOMAS GEISSMANN

## Einleitung

Die Gibbons sind eine relativ kleine und einheitliche Gruppe von Primaten. Man sollte annehmen, daß die systematischen Beziehungen innerhalb dieser Gruppe verhältnismäßig einfach wären und leicht geklärt werden könnten. Dem ist aber nicht so. Obwohl mehrere Überarbeitungen der Gibbonsystematik publiziert (z.B. GROVES, 1972; MARSHALL & SUGARDJITO, 1986; POCKOCK, 1927) und neue Szenarien für die Evolution der verschiedenen Gibbonformen vorgeschlagen wurden (z.B. CHIVERS, 1977; GROVES, 1993; HAIMOFF et al., 1982), ist selbst die Grob-Systematik innerhalb der Gruppe noch unklar (siehe unten).

Dennoch hat die Forschung an den Gibbons in den letzten Jahren einen großen Zuwachs an neuen Erkenntnissen erbracht. So wurde mittlerweile die Sozialstruktur und Ökologie fast aller Arten in Langzeitstudien im Freiland untersucht (z.B. LEIGHTON, 1987). Erst in jüngerer Zeit wurden auch verschiedene Hybridzonen im Freiland entdeckt und speziell untersucht (z.B. BROCKELMAN & GITTINS, 1984; MATHER, 1992). Immense Bedeutung hat auch die Erforschung der Lautgebung erlangt, nachdem MARSHALL und MARSHALL (1976) erstmals systematisch die Laute der verschiedenen Arten im Freiland gesammelt und deren Wert für die Artidentifikation demonstriert haben. Ihre Veröffentlichung hat den Anstoß zu einer großen Zahl weiterer Studien zur Lautgebung der Gibbons gegeben, deren Resultate auch von beträchtlicher Bedeutung für die Gibbonsystematik sind.

Anschrift des Verfassers:  
Dr. THOMAS GEISSMANN  
Anthropologisches Institut,  
Universität Zürich  
Winterthurerstrasse 190  
CH-8057 Zürich  
Schweiz

Man darf die Gibbons wohl als eine der am besten studierten Primatengruppen bezeichnen. Dennoch sind dem Nichtfachmann viele Befunde, welche die Gibbonforschung in den letzten zwanzig Jahren geliefert hat, außerhalb der Spezialliteratur nicht zugänglich. In Lehrbücher oder allgemeine Werke scheinen diese Erkenntnisse nur zögernd Eingang zu finden. Besonders (aber nicht nur) im deutschen Schrifttum (z.B. BERGER & TYLINEK, 1984) wird der Siamang vielfach immer noch als eigene Gattung *Symphalangus geführt, während Arten wie der Borneo-Gibbon (*Hytobates muelleri*) oft nicht zu existieren scheinen. Auch der Kloss-Gibbon (*H. klossii*) taucht immer noch vereinzelt als Zwergsiamang, *Symphalangus klossii*, auf, während man den Kappengibbon (*H. pileatus*) beharrlich als Unterart des Weißhandgibbons (*H. tar*) aufgeführt findet.*

Noch schwieriger scheint es zu sein, die einzelnen Formen überhaupt zu identifizieren, unabhängig davon, welche Nomenklatur man verwendet. Tatsächlich kann die eindeutige Identifikation mancher Gibbonarten und -unterarten lediglich anhand der Fellfärbung selbst für den Spezialisten undurchführbar sein. Merkmale der Lautgebung helfen in solchen Fällen fast immer. Leider ist es für eine Artdiagnose im engeren Sinne bei vielen Zoogibbons bereits zu spät: Immer wieder bin ich bei meinen Reisen durch die europäischen und amerikanischen Zoos auf Mischlinge gestoßen. In vielen Fällen wußten Gibbonbesitzer nicht, daß ihre "Silbergibbons", „Weißhandgibbons" oder "Hullocks" in Wahrheit gemischte Paare oder Hybriden waren, und hatten daher seit Jahren die Hybrid-Nachkommen dieser Tiere als reine Arten an andere Gibbonhalter versandt und auf diese Weise unwissentlich die Art-Durchmischung weiter gefördert.

Es scheint also hier eine ernsthafte Informationslücke zu bestehen. In der vorliegenden Arbeit möchte ich versuchen, das heutige Wissen zur Gibbonevolution und -systematik zusammenzufassen und eine Bestimmungshilfe für alle Arten bieten. Alle Arten werden zudem in Farbbildungen wiedergegeben. Auf andere in diesem Zusammenhang wichtige Themen kann hier leider nicht eingegangen werden: die Bestimmung der Unterarten, der Farbwechsel heranwachsender Gibbons

und die stimmlichen Unterschiede zwischen den Arten. Eine solche Abhandlung würde den Rahmen eines Zeitschriftenartikels sprengen. Ein Buch über die Gibbonbiologie ist zur Zeit in Vorbereitung; die genannten Themen sollen dort besprochen werden.

### Gibbon-Systematik

Es wird heute allgemein akzeptiert, daß die Gibbons die "Schwester-Gruppe" der großen Menschenaffen und des Menschen darstellen und daß beide Gruppen zusammen die monophyletische Gruppe der Hominoidea ausmachen (Abb. 1). Es ist ebenfalls weitgehend akzeptiert, daß die Gibbons innerhalb der Hominoidea die älteste überlebende Gruppe darstellen und die meisten ursprünglichen Merkmale aufweisen (FLEAGLE, 1984). Diese Interpretation wird gestützt durch Befunde von vergleichenden Studien aus so verschiedenen Wissenschaftsbereichen wie der Morphologie (BIEGERT, 1973; REMANE, 1921; SAWALISCHIN, 1911; SCHULTZ, 1933, 1973; WISLOCKI, 1929, 1932), Physiologie (HELLEKANT et al., 1990), Zytogenetik (WIENBERG & STANYON, 1987) und Molekularbiologie (DARGA et al., 1973, 1984; DENE et al., 1976; DOOLITTLE et al., 1971; FELSENSTEIN, 1987; GOLDMAN et al., 1987; SARICH & CRONIN, 1976; SIBLEY & AHLQUIST, 1984, 1987).

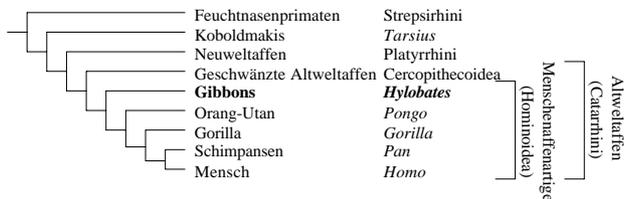


Abb. 1 Die systematische Stellung der Gibbons in der Ordnung der Primaten  
Systematic position of the gibbons within the primate order

Die Ansichten über die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den verschiedenen Gibbonarten stimmen unterschieden weniger miteinander überein; einige Beispiele sind in Abb. 2 dargestellt. Mehrere Autoren vertreten die Ansicht, daß es von den modernen Gibbons der Siamang (*H. syndactylus*) war, der als erster vom Hauptstamm abspaltete (BRUCE & AYALA, 1979;

CREEL & PREUSCHOFT, 1976, 1984). Andere Autoren sehen eher die Schopfgibbons (Concolor-Gruppe) in dieser Position (GROVES, 1972; HAIMOFF, 1983; HAIMOFF et al., 1982, 1984), und einer dritten Ansicht zufolge haben der Siamang und die Schopfgibbons einen gemeinsamen Vorfahren, den sie nicht mit den übrigen Gibbons teilen (SHAFER, 1986; VAN TUINEN & LEDBETTER, 1983, 1989). Anscheinend sind die Beziehungen zwischen den Hauptgruppen innerhalb der Gibbons annähernd gleichwertig und die Abfolge der Aufspaltungen ist schwierig zu rekonstruieren (GROVES, 1989).

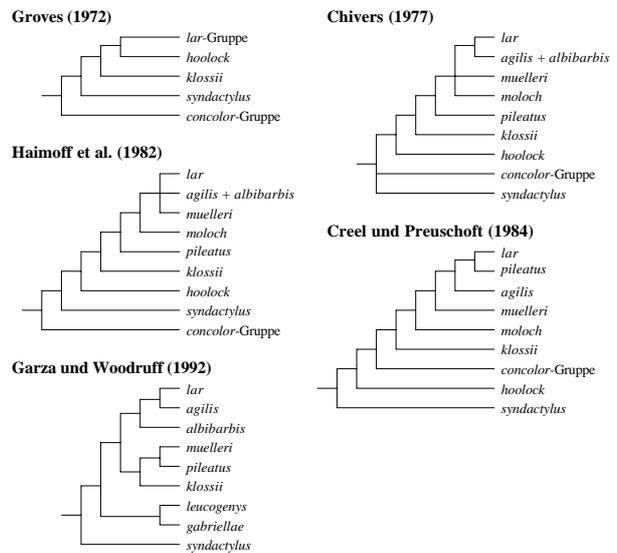


Abb. 2 Vergleich zwischen fünf veröffentlichten Hypothesen zur stammesgeschichtlichen Beziehung zwischen verschiedenen Gibbon-Taxa (Quellen: CHIVERS, 1977; CREEL & PREUSCHOFT 1984; GARZA & WOODRUFF 1992; GROVES, 1972; HAIMOFF et al., 1982)  
A comparison of five published representations of the phylogenetic relationships among gibbon taxa

Eine gewisse Übereinstimmung besteht insofern, daß allgemein angenommen wird, daß der Siamang, die Schopfgibbons und der Hulock (*H. hoolock*) die am frühesten vom Hauptstamm der Gibbons abgespaltenen Formen darstellen, und es wurde vorgeschlagen, daß diese drei Linien und der Hauptstamm als verschiedene Untergattungen (Subgenera) anzusprechen seien (d. h. Symphalangus, Nomascus, Bunopithecus und Hylo bates) (MARSHALL & SUGARDJITO, 1986; PROUTY et al., 1983). Jede dieser vier Gruppen zeichnet sich – unter

anderem - durch einen deutlich verschiedenen Karyotyp aus, und die diploide Chromosomenzahl beträgt für die einzelnen Gruppen 50, 52, 38 und 44.

Innerhalb der 44-Chromosomen-Gibbons (Subgenus *Hylobates*) wird häufig der Kloss-Gibbon (*H. klossii*) als diejenige Art betrachtet, die sich als erste von der Hauptgruppe abgespalten haben soll (CHIVERS, 1977; CREEL & PREUSCHOFT, 1976, 1984; HAIMOFF, 1983; HAIMOFF et al., 1982, 1984). Die restlichen Gibbons werden allgemein als die *Lar*-Gruppe bezeichnet (BROCKELMAN & GITTINS, 1984; GROVES, 1972, 1984; HAIMOFF et al., 1984; MARSHALL & SUGARDJITO, 1986; MARSHALL et al., 1984). Neueren Untersuchungen zufolge ist dies weniger klar, als bisher angenommen wurde, und der Kloss-Gibbon müßte eventuell innerhalb der *Lar*-Gruppe eingeordnet werden (GARZA & WOODRUFF, 1992; GEISSMANN, 1993). Eine nähere Verwandtschaft des Kloss-Gibbons mit den Schopfgibbons (BERGER & TYLINEK, 1984, S. 174) läßt sich mit den mir bekannten Daten dagegen nicht unterstützen.

Morphologische Unterschiede zwischen den Mitgliedern der *Lar*-Gruppe sind geringfügig (GROVES, 1984), ihre Karyotypen sind praktisch identisch (STANYON et al., 1987), und phylogenetische Beziehungen innerhalb der Gruppe sind hochgradig spekulativ (CREEL & PREUSCHOFT, 1984); daher wurde die *Lar*-Gruppe in mindestens einer Studie als eine einzige Art (d. h. *H. lar*) betrachtet (CREEL & PREUSCHOFT, 1984), im Gegensatz zu anderen rezenten Arbeiten, welche 4 (GROVES, 1984) oder 5 verschiedene Arten unterscheiden (CHIVERS, 1977; CHIVERS & GITTINS, 1978; GEISSMANN, 1993; HAIMOFF, 1983; HAIMOFF et al., 1982, 1984; MARSHALL & SUGARDJITO, 1986; MARSHALL et al., 1984).

Die systematischen Hauptunterteilungen der Gattung *Hylobates* sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

### Empfohlene Taxonomie

Um die phylogenetischen Beziehungen innerhalb einer Tiergruppe zu diskutieren, ist es vorgängig notwendig, die verschiedenen zu vergleichenden Taxa klar zu definieren. Daher hat der folgende Abschnitt das Ziel, den aktuellen Stand der Gibbonklassifikation kurz zu diskutieren. Die hier empfohlene Systematik ist als Arbeitshypothese gedacht.

Während der letzten 30 Jahre wurden mehrere Übersichtsarbeiten zur Gibbonsystematik veröffentlicht (CHIVERS, 1977; CHIVERS & GITTINS, 1978; GROVES, 1972, 1984, 1993; MARSHALL & SUGARDJITO, 1986; NAPIER & NAPIER, 1967). Ein mittlerweile stetiger Strom neuer Daten führt dazu, daß

jede Übersichtsarbeit schon wenige Jahre nach ihrer Veröffentlichung einer Revision bedarf und das gleiche Schicksal wird *zweifellos* auch der vorliegenden Publikation beschieden sein.

Subgenus	Andere Einteilungen	Species
<i>Hylobates</i> (=44-Chromosomen-Gibbons)	<i>Lar</i> -Gruppe	<i>H. agilis</i>
		<i>H. lar</i>
		<i>H. moloch</i>
		<i>H. muelleri</i>
		<i>H. pileatus</i>
		<i>H. klossii</i>
<i>Bunopithecus</i>		<i>H. hoolock</i>
<i>Nomascus</i>	<i>Concolor</i> -Gruppe	<i>H. concolor</i>
		<i>H. gabriellae</i>
		<i>H. leucogenys</i>
<i>Symphalangus</i>		<i>H. syndactylus</i>

Tabelle 1 Wichtigste Unterteilungen der Gattung *Hylobates*  
Main divisions of the genus *Hylobates*

Obwohl immer noch häufig zitiert, ist die Gibbon-Taxonomie von NAPIER und NAPIER (1967) heute überholt aufgrund der schieren Menge neuer Information, die seit der Herausgabe dieses wichtigen Textbuchs erschienen ist. Die Monographie von GROVES (1972) enthält nicht nur eine nützliche Literaturübersicht der Gibbon-Taxonomie vor 1970, sondern stellt bis heute auch die eindrucklichste Datenzusammenstellung und -besprechung zu diesem Thema dar, einschließlich der wohl umfassendsten Sichtung der Gibbons in Museums-sammlungen. Nachfolgend veröffentlichte Modifikationen und Ergänzungen der von GROVES (1972) vorgeschlagenen Gibbon-Taxonomie (CHIVERS, 1977; CHIVERS & GITTINS, 1978; GROVES, 1984, 1993) basierten hauptsächlich auf neuen Erkenntnissen, welche im Rahmen von verschiedenen Freilandstudien erhoben wurden.

MARSHALL und SUGARDJITO (1986) haben Daten sowohl an freilebenden Gibbons als auch an Museums-exemplaren erhoben. Ihre detaillierte Kenntnis von Gesangs- und Fellmerkmalen vieler Gibbonpopulationen sowie die Verbreitungskarten, Farbdarstellungen der Unterarten der *Lar*-Gruppe und eine Besprechung

der neueren Literatur machen diese Arbeit zur wahrscheinlich empfehlenswertesten Publikation zur aktuellen Gibbonklassifikation. Mit wenigen Veränderungen wurde jene Studie als Standardreferenz verwendet für die vorliegende Arbeit.

Die wichtigsten Veränderungen betreffen die Schopfgibbons (Concolor-Gruppe): Während MARSHALL und SUGARDJITO (1986) nur eine Art (nämlich *H. concolor*) anerkennen, werden hier deren drei unterschieden. Die artliche Abtrennung des WeißwangenSchopfgibbons (*H. leucogenys*) vom Schwarzen Schopfgibbon (*H. concolor*) wurde aufgrund von anatomischen Unterschieden – vor allem in Form und Größe des Penisknochens (Baculum) – vorgeschlagen (MA & WANG, 1986). Zudem scheint es Hinweise dafür zu geben, daß beide Formen in manchen Randgebieten ihrer Verbreitung in China und in Vietnam sympatrisch vorkommen (DAO VAN TIEN, 1983; MA & WANG, 1986). Die artliche Auftrennung von *H. leucogenys* und *H. gabriellae* wurde ebenfalls mit Unterschieden im Penisknochen begründet (GROVES, 1993; GROVES & WANG, 1990); allerdings wurde bis jetzt erst ein einziger solcher Knochen von *H. gabriellae* untersucht. Eigene Untersuchungen an einer großen Stichprobe haben gezeigt, daß sich alle drei Formen markant im Gesang unterscheiden (GEISSMANN, 1993, und unpublizierte Daten).

Die geographisch zwischen *H. gabriellae* und *H. leucogenys* gelegene Form *siki* wurde von GROVES (GROVES, 1993; GROVES & WANG, 1990) bisher als Unterart *H. gabriellae* zugeschrieben, gestützt auf seine Untersuchung eines Penisknochens im Museum National d'Histoire Naturelle in Paris. Eigene Untersuchungen haben jedoch ergeben, daß der untersuchte Knochen erstens unvollständig ist und zweitens nicht von einem *siki*, sondern von *H. leucogenys* stammt (GEISSMANN, unpublizierte Daten). Die Form *siki* weist zudem ebenfalls spezifische Gesangs-Merkmale auf, gleicht darin aber viel mehr *H. leucogenys* als *H. gabriellae* und wird hier deshalb als Unterart von *H. leucogenys* betrachtet. Für die nahe Verwandtschaft von *H. I. leucogenys* und *H. I. siki* spricht auch, daß man Weibchen beider Formen anhand ihrer Fellfärbung bisher nicht eindeutig unterscheiden kann, während diese aber von den Weibchen von *H. gabriellae* in der Regel deutlich verschieden sind (GEISSMANN, unpublizierte Daten).

Die von MA und WANG (1986) beschriebene Unterart *H. concolor furvogaster* aus West-Yunnan wird hier nicht anerkannt. Eigene Untersuchungen am gesamten Museumsmaterial dieser Form zeigen, daß die Merkmale dieser Unterart darauf basieren, daß unausgefärbte Weibchen beschrieben wurden. Erwachsene Weibchen aus West-Yunnan zeigen diese Merkmale nicht, sondern sehen aus wie die Tiere aus Zentral-Yunnan, die als *H. c. jingdongensis* beschrieben wurden. Die Abgrenzung letzterer Unterart von *H. c. concolor* ist allerdings noch unklar.

Ebenfalls eigene Untersuchungen am Museumsmaterial in Vietnam zeigen, daß es östlich des Red River noch eine bisher unbeschriebene Unterart gibt (*H. c. ssp. nov.*).

Der Gesang eines Weibchens *H. concolor cf. nasutus* aus Vietnam sowie der Schopfgibbons auf der Insel Hainan unterschied sich so markant von den Gesängen aller übrigen Schopfgibbonarten (GEISSMANN, unpublizierte Daten), daß die Möglichkeit naheliegt, daß noch eine weitere, bisher nicht erkannte Art in der *Concolor*-Gruppe enthalten ist. Diese Möglichkeit soll in einer zukünftigen Studie weiter untersucht werden.

Es besteht eine gewisse Kontroverse bezüglich der phylogenetischen Beziehung der borneanischen Rasse albibarbis innerhalb der *Lar*-Gruppe (GROVES, 1984): Während stimmliche Merkmale dieser Gibbons praktisch identisch sind mit denen von *H. agilis*, gleicht ihre Fellfärbung laut GROVES (1984) eher derjenigen von *H. muelleri muelleri*, einem ebenfalls auf Borneo beheimateten Gibbon. Beide Formen haben eine gemeinsame Verbreitungsgrenze entlang des Barito Flusses in Südwest-Borneo, und beide hybridisieren miteinander im Quellgebiet des Barito (BROCKELMAN & GITTINS, 1984; MARSHALL & SUGARDJITO, 1986; MARSHALL et al., 1984; MATHER, 1992). Daher stehen für die systematische Stellung von albibarbis mehrere Möglichkeiten offen: so könnte die Form unter anderem entweder als Unterart von *H. agilis* oder von *H. muelleri* angesprochen, als eigene Art abgetrennt oder zusammen mit *H. agilis* und *H. muelleri* in einer Art zusammengefaßt werden (GROVES, 1984).

In der vorliegenden Arbeit wird die Form albibarbis als Unterart von *H. agilis* geführt, da nicht nur ihr Gesang weitgehend identisch ist mit demjenigen von *H. agilis*, sondern auch einige Übereinstimmungen in den Fellmerkmalen bestehen (GEISSMANN, 1993, und unpublizierte Daten; MARSHALL & SUGARDJITO, 1986), welche eine vergleichbare Beziehung zu *H. muelleri* weniger plausibel erscheinen lassen als von GROVES (1984) angenommen.

Von den hier unterschiedenen 11 Gibbonarten bilden *H. concolor*, *H. gabriellae* und *H. leucogenys* die bereits oben erwähnte *Concolor*-Gruppe (Schopfgibbons), während die Arten *H. agilis*, *H. lar*, *H. moloch*, *H. muelleri*, *H. pileatus* die *Lar*-Gruppe ausmachen. Die *Lar*-Gruppe und *H. klossii* zusammen werden als 44-Chromosomen-Gibbons bezeichnet. Die traditionelle Ansicht, daß *H. klossii* systematisch von der *Lar*-Gruppe isoliert ist, wurde hier also vorläufig beibehalten.

Für die meisten Gibbon-Taxa sind mehrere verschiedene deutsche Namen in Gebrauch. Es gibt keine internationalen Richtlinien für die Bildung solcher Namen, aber ihre uneinheitliche Verwendung und die Mehrdeutigkeit mancher Namen können irreführend sein. In der folgenden Liste werden die am häufigsten verwendeten

deutschen Namen aller Gibbonarten aufgeführt; der hier empfohlene Name wird jeweils als erster genannt:

*Hylobates agilis* – Ungka, Schwarzhandgibbon  
*Hylobates concolor* – Schwarzer Schopfgibbon  
*Hylobates gabriellae* – Gelbwangen-Schopfgibbon  
*Hylobates hoolock* – Huloock, Weißbrauengibbon  
*Hylobates klossii* – Kloss-Gibbon, Mentawai-Gibbon,  
 Zwergsiamang, Zwerggibbon, Bilou, Biloh  
*Hylobates lar* – Weißhandgibbon, Lar

*Hylobates leucogenys* – Weißwangen-Schopfgibbon  
*Hylobates moloch* – Silbergibbon, Java-Gibbon, Moloch  
*Hylobates muelleri* – Borneo-Gibbon, Müllers Gibbon,  
 Grauer Gibbon  
*Hylobates pileatus* – Kappengibbon  
*Hylobates syndactylus* – Siamang

Die hier verwendete Gibbonklassifikation ist in Tabelle 2  
 zusammengefaßt.

Genus	Subgenus	Species	Subspecies	Verbreitung
<i>Hylobates</i>	<i>Bunopithecus</i>	<i>hoolock</i>	<i>hoolock</i>	Assam, Bangladesch, Burma westl. Chindwin-Fluß
			<i>leuconedys</i>	Burma östl. Chindwin-Fluß, West-Yunnan
<i>Hylobates</i>		<i>agilis</i>	<i>agilis</i>	West-Sumatra
			<i>albibarbis</i>	Südwest-Borneo zwischen Kapuas- und Barito-Fluß
			? <i>unko</i>	Malayische Halbinsel und Ost-Sumatra
		<i>lar</i>	<i>carpenteri</i>	Nord-Thailand
			<i>entelloides</i>	Thailand und östl. Burma
			<i>lar</i>	Malayische Halbinsel
			<i>vestitus</i>	Nord-Sumatra
			? <i>yunnanensis</i>	Südwest-Yunnan
		<i>moloch</i>		West-Java
		<i>muelleri</i>	<i>abbotti</i>	West-Borneo nördl. Kapuas-Fluß
<i>funereus</i>	Nord-Borneo			
<i>muelleri</i>	Südost-Borneo östl. Barito-Fluß			
<i>pileatus</i>		Ost-Thailand, Kambodscha		
<i>klossii</i>		Mentawai-Inseln		
<i>Nomascus</i>	<i>concolor</i>	<i>concolor</i>		Nord-Vietnam, Zentral-Yunnan östl. Black River
			<i>jingdongensis</i>	Zentral- und West-Yunnan östl. des Salween
		<i>hainanus</i>	Hainan	
		ssp. nov.	Nordost-Vietnam östl. Red River	
		cf. <i>nasutus</i>	Nordost-Vietnam: Hinterland von Hon Gai	
		? <i>lu</i>	Nordwest-Laos	
		<i>leucogenys</i>	<i>leucogenys</i>	Laos, Nord-Vietnam, Süd-Yunnan
<i>siki</i>	Zentral-Laos, Zentral-Vietnam			
<i>gabriellae</i>		Süd-Laos, Süd-Vietnam, Ost-Kambodscha		
<i>Symphalangus</i>	<i>syndactylus</i>	? <i>continentis</i>	Malayische Halbinsel	
		<i>syndactylus</i>	Sumatra	

Tabelle 2 Klassifikation und Verbreitung der Gattung *Hylobates*. Fragwürdige Unterarten sind mit Fragezeichen versehen  
 Classification and distribution of the genus *Hylobates*. Questionable subspecies are identified with a question mark



Abb. 3



Abb. 8



Abb. 13



Abb. 4



Abb. 9



Abb. 14



Abb. 5



Abb. 10



Abb. 15



Abb. 6



Abb. 11



Abb. 7



Abb. 12



Abb. 16



Abb. 24



Abb. 17



Abb. 21



Abb. 25



Abb. 18



Abb. 22



Abb. 26



Abb. 19



Abb. 23



Abb. 27



Abb. 20



Abb. 28



- Abb. 3 H. agilis cf. agilis, helle Phase: Adultes Weibchen "Singa" (mit Infans geboren 2 Nov. 1987), Zoo Asson, Frankreich, 1 Juni 1988. Der Vater des Jungtieres war ein fast schwarzes Tier, ähnlich Abb. 4  
H. agilis, light phase: Adult female "Singa" (with infant), Zoo Asson, France, 1 June 1988
- Abb. 4 H. agilis cf. unko, dunkle Phase: Adultes Männchen, Singapore Zoo, 5. Sept 1993. Man beachte den bei Männchen häufig auftretenden hellen Backenbart  
H. agilis cf unko, darkp hase: Adult male, Singapore Zoo, 5 Sept. 1993
- Abb. 5 H. agilis, intermediäre Phase: Adultes Weibchen (Zoo Nr. 183/2 A), Paignton Zoo, England, 22. Okt 1988. Da die von MARSHALL & SUGARDJITO (1986) anerkannten Unterarten H. agilis agilis und H. agilis unko anscheinend nur dadurch definiert sind, daß bei der ersteren die helle, bei der zweiten die dunkle Phase häufiger auftritt; können Individuen der beiden Unterarten vorläufig nicht eindeutig voneinander unterschieden werden. Umso schwieriger ist es, Tiere einer Unterart zuzuordnen, die eine der zahlreichen intermediären Farbvarianten aufweisen. Dieses dunkle Tier, weist hell gefärbte Corona, Unterschenkel und distalen Rücken (nicht sichtbar) auf. Man beachte das ungewöhnlich stark reduzierte Überaugenband  
H. agilis, intermediate phase: Adult female (Zoo No. 183/2A), Paignton Zoo, England, 22 Oct 1988. Many different colour variants are known to exist in this species. Unless the provenience of the animal is known, identification of the subspecies H. agilis agilis and H. agilis unko (sensu MARSHALL & SUGARDJITO, 1986) is unreliable
- Abb. 6 H. agilis albibarbis: Adultes Männchen, Guangzhou Zoo, China, 7. Sept 1990. Die Tiere dieser von Borneo stammenden Unterart sind oft besonders kontrastreich gefärbt; haben schwarze Hände und Füße, und Männchen weisen oft ein auffällig helles Genitalbüschel auf  
H. agilis albibarbis: Adult male, Guangzhou Zoo, China, 7 Sept. 1990. Note the contrasting colouration, black hands and the light genital tuft in males of this Bornean subspecies
- Abb. 7 H. lar cf. carpenteri, helle Phase: Adultes Weibchen "Priscilla" (mit Infans, geboren 13. Juli 1988), Metro Zoo, Miami, USA, 31 Juli 1988. Bezüglich der Identifikation der Unterarten von H. lar bestehen ähnliche Schwierigkeiten wie bei H. agilis (siehe Abb. 5). Aufgrund der besonders langen Behaarung dieses Tieres könnte es sich hier um die Unterart H. lar carpenteri handeln  
H. lar cf. carpenteri, light phase: Adult female "Priscilla" (with infant), Metro Zoo, Miami, USA, 31 July 1988. The long fur of this gibbon suggests a tentative identification as H. lar carpenteri
- Abb. 8 H. lar cf. entelloides, dunkle Phase: Adultes Männchen "Vo", Southport Zoo, England, 10. Okt 1988  
H. lar cf. entelloides, dark phase: Adult male "Vo", Southport Zoo, England, 10 Oct 1988
- Abb. 9 H. lar, intermediäre Phase: Adultes Männchen "Pupuce", Zoo Mulhouse, Frankreich, 14. Sept 1988. Ähnlich wie bei H. agilis kommen auch bei H. lar neben den strohblonden und schwarzen Tieren viele verschiedene intermediäre Farbvarianten vor. Ihre unterartliche Zuordnung ist bei fehlender Herkunftsangabe oft unklar  
H. lar, intermediate phase: Adult female "Pupuce", Mulhouse Zoo, France, 14 Sept. 1988. Many different colour variants are known to exist in this species. Unless the provenience of the animal is known, subspecies identification is often unreliable
- Abb. 10 H. moloch: Adultes Männchen „Iwanowitsch“, Zoo Berlin, 1. Juli 1988  
H. moloch: Adult male "Iwanowitsch", Berlin Zoo, Germany, 1 July 1988
- Abb. 11 H. moloch: Adultes Weibchen "Paula", Zoo Berlin, 1. Juli 1988. Dieses Weibchen weist eine besonders kräftig gefärbte schwarze Kopfplatte auf und eine schwarze Ventralseite; diese Merkmale scheinen bei Weibchen häufiger aufzutreten als bei Männchen  
H. moloch: Adult female "Paula", Berlin Zoo, Germany, 1 July 1988. This female exhibits a particularly contrasting black cap and a black belly. The characteristics may occur more frequently in females than in males
- Abb. 12 H. muelleri muelleri: Adultes Männchen "Fridolin", Zoo Münster, 2. Juli 1987. Man beachte die schwarzen Finger und Zehen dieser Unterart  
H. muelleri muelleri: Adult male "Fridolin", Münster Zoo, Germany, 2 July 1987. Notice the black digits of this subspecies
- Abb. 13 H. muelleri funereus: Adultes Weibchen, Singapore Zoo, 5. Sept. 1993. Die Finger und Zehen dieser Unterart sind normalerweise nicht schwarz gefärbt. Bei Tieren aus dem nördlichen Teil des Verbreitungsgebietes sind Hände und Füße oft aufgehellt  
H. muelleri funereus: Adult female, Singapore Zoo, 5 Sept. 1993. The digits are not usually black in this subspecies. Animals from the northern part of its distribution range often exhibit light hands and feet
- Abb. 14 H. muelleri abbotti: Adultes Männchen "Cuckoo", Paignton Zoo, England, 22. Okt. 1988. Die Tiere dieser Unterart sind oft von mausgrauer Färbung und können dann leicht mit H. moloch verwechselt werden (siehe Abb. 10). Letzterer zeigt aber oft weniger Braunton im Fell und einen deutlicher abgesetzten weißen Kinbart  
H. muelleri abbotti: Adult male "Cuckoo", Paignton Zoo, England, 22 Oct 1988. The mouse-grey individuals of this subspecies sometimes resemble H. moloch. The latter usually exhibits a more silvery grey fur colouration and a more contrasting white goatee beard
- Abb. 15 H. pileatus: Adultes Männchen „Blacky“, Zoo Zürich, 28. Okt. 1987. Man beachte die graue Corona, die hellen Finger und Zehen und das weiße Genitalbüschel dieser stark geschlechtsdimorph gefärbten Art

H. pileatus: Adult male "Blacky", Zoo Zürich, Switzerland, 28 Oct 1987. Notice the grey corona, the light digits and the white genital tuft of this sexually dichromatic species

Abb. 16 H. pileatus: Adultes Weibchen "Iba" (mit Infans Männchen "Khmer", geboren 28. Nov. 1984), Zoo Zürich, 15. Juli 1986. Man beachte die scharf abgegrenzte schwarze Kopfplatte und das Bauchfeld, sowie die herabhängenden hellen Haarbüschel über den Ohren  
H. pileatus: Adult female "Iba" (with infant), Zoo Zürich, Switzerland, 15 July 1986. Notice the contrasting black cap and ventral field, and light tufts hanging down over the ears

Abb. 17 H. klossii: Adultes Männchen „Bilou“, Twycross Zoo, England, 4. Okt. 1988. Diese Art unterscheidet sich von anderen schwarz gefärbten Gibbons durch die kleinere Körpergröße und das Fehlen sowohl eines äußeren Kehlsackes (vgl. H. syndactylus, Abb. 28) als auch eines domförmigen Haarschopfes auf dem Scheitel (vergl. Männchen von H. concolor, Abb. 20)  
H. klossii: Adult male "Bilou", Twycross Zoo, England, 4 Oct. 1988. Notice the absence of an external throat sac or occipital crest

Abb. 18 H. hoolock leuconedys: Subadultes Männchen "Jian-Jian", Kunming Zoo, China, 30. Aug. 1990. Bei erwachsenen Männchen dieser Unterart wird das lange Genitalbüschel oft auffallend heller  
H. hoolock leuconedys: Subadult male "Jian-Jian", Kunming Zoo, China, 30 Aug. 1990. In adult males of this subspecies, the genital tassel usually becomes lighter

Abb. 19 H. hoolock leuconedys: Adultes Weibchen "Gui-Gui", Kunming Zoo, China, 5. Aug. 1990. Auch diese Art ist stark geschlechtsdimorph gefärbt. Man beachte die helle Kopfplatte und den dünnen, hellen Haarstreifen, der sich unter den Augen hindurch über den Nasenrücken spannt  
H. hoolock leuconedys: Adult female "Gui-Gui", Kunming Zoo, China, 5 Aug. 1990. This species also exhibits strong sexual dichromatism. Notice the light cap, and white stripe below eyes and across the ridge of the nose

Abb. 20 H. concolor: Adultes Männchen "Dong-Dong" (mit Weibchen im Hintergrund), Gejiu Zoo, China, 3. Sept. 1990. Wie alle Schopfgibbons zeigt auch diese Art einen stark ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus in der Fellfärbung  
H. concolor: Adult male "Dong-Dong" (with female), Gejiu Zoo, China, 3 Sept. 1990. This species, like all crested gibbons, exhibits strong sexual dichromatism

Abb. 21 H. concolor: Adultes Weibchen "Hong-Hong", Gejiu Zoo, China, 3. Sept 1990. Die Bauchseite ist schwarz gefärbt; bei den Weibchen anderer Schopfgibbonarten ist sie hell  
H. concolor: Adult female "Hong-Hong", Gejiu Zoo, China, 3 Sept 1990. Notice the black belly; females of other crested gibbon species have a light ventral area

Abb. 22 H. gabriellae: Adultes Männchen "Arthur", Zoo La Flèche, Frankreich, 29. Mai 1988. Man beachte die braun aufgehellte Brust und die gelblichen Wangenfelder  
H. gabriellae: Adult male "Arthur", Zoo La Flèche, France, 29 May 1988. Notice the brown chest and the yellow cheek patches

Abb. 23 H. gabriellae: Adultes Weibchen, Zoo Leipzig, 2. Juli 1988. Die Weibchen dieser Art zeigen selten einen weißen Gesichtsring, im Gegensatz zu H. leucogenys (siehe Abb. 25 und 27). Man beachte auch die seitlich abstehende Wangenbehaarung  
H. gabriellae: Adult female, Leipzig Zoo, Germany, 2 July 1988. Females of this species rarely have a whitish face ring. Notice the lateral direction of the fur on the cheeks

Abb. 24 H. leucogenys leucogenys: Adultes Männchen, Ménagerie du Jardin des Plantes Paris, Frankreich, 18. Mai 1988. Man beachte die besonders stark ausgeprägte Schopfbildung der Männchen dieser Unterart, sowie die seitlich ausgefransten großen weißen Wangenfelder  
H. leucogenys leucogenys: Adult male, Ménagerie du Jardin des Plantes, Paris, France, 18 May 1988. Notice the particularly high crest and the large white cheek patches of this subspecies

Abb. 25 H. leucogenys leucogenys: Adultes Weibchen, Bronx Zoo, New York, USA, 18. Aug. 1988. Die leuchtende orangegelbe Färbung kann bei manchen Weibchen viel blasser ausfallen und zudem periodischen Schwankungen unterworfen sein (siehe GEISSMANN, 1993). Die Weibchen dieser Art zeigen meist einen weißlichen Gesichtsring  
H. leucogenys leucogenys: Adult female, Bronx Zoo, New York, USA, 18 Aug. 1988. The bright orange fur colouration may be paler in some individuals and undergo periodical changes in others (see GEISSMANN, 1993). Females of this species usually have a whitish face ring

Abb. 26 H. leucogenys siki: Adultes Männchen "Charly", Tierpark Hellabrunn, München, 24. Juli 1982. Im Gegensatz zu H. gabriellae (Abb. 22) ist die Brust hier schwarz gefärbt und die Wangenfelder sind weiß  
H. leucogenys siki: Adult male "Charly", Tierpark Hellabrunn, Munich, Germany, 24 July 1982. Notice the black chest and white cheek patches (in comparison to H. gabriellae, Abb. 22)

Abb. 27 H. leucogenys siki: Adultes Weibchen "Charlotte", Zoo Clères, Frankreich, 24. Mai 1988. Die adulten Weibchen der Unterarten leucogenys und siki können anhand ihrer Fellfärbung zur Zeit nicht sicher unterschieden werden. Dieses Weibchen zeigt eine besonders stark ausgeprägte weiße Gesichtsbehaarung  
H. leucogenys siki: Adult female "Charlotte", Zoo Clères, France, 24 May 1988. Adult females of the two subspecies leucogenys and siki cannot be reliably identified by their fur colouration. This female shows particularly extensive white fur in the facial area

Abb. 28 *H. syndactylus*: Adultes Weibchen "Püppi II" (links) und adultes Männchen "Piet" (rechts, Vater von "Püppi II"), Zoo Duisburg, 21. Juni 1987. Dieses Weibchen hat weißliche Augenbrauen; das Merkmal tritt bei männlichen und weiblichen Siamangs relativ selten auf und scheint ein Relikt eines Gesichtsringes zu sein, der beim Siamangvorfahren vermutlich noch angelegt war (siehe GEISSMANN 1993)  
*H. syndactylus*: Adult female "Püppi II" (left) and adult male "Piet" (right), Duisburg Zoo, Germany, 21 June 1987. The whitish brow band in this female is a rare trait of this species. Its occurrence suggests that ancestral forms had a white face ring (see GEISSMANN, 1993)

## Bestimmungsschlüssel

Der nachfolgende Bestimmungsschlüssel berücksichtigt alle Gibbonarten, gilt aber nur für erwachsene Individuen. Die Gewichtsangaben stammen von Freilandtieren (GEISSMANN, 1993); Zootiere können noch etwas schwerer werden.

- |  |  |
|--|--|
| <p><b>1a</b> Vollständig schwarz, ohne helle Zeichnung <b>2</b></p> <p><b>1b</b> Nicht schwarz oder nicht vollständig schwarz <b>4</b></p> <p><b>2a</b> Gewicht 8–15 kg; großer, aufblasbarer Kehlsack; Männchen mit langem Genitalbüschel (ca. 13,5 cm)<br/><i>H. syndactylus</i> (Abb. 28)</p> <p><b>2b</b> Gewicht weniger als 11 kg <b>3</b></p> <p><b>3a</b> Gewicht 5–7 kg; kein Kehlsack; kein deutliches Genitalbüschel<br/><i>H. klossii</i> (Abb. 17)</p> <p><b>3b</b> Gewicht 6–10 kg; Kehlsack sehr klein und nur beim Gesang sichtbar; kein langes Genitalbüschel; Scheitelhaar domförmig hochgestellt<br/><i>H. concolor</i>, Männchen (Abb. 20)</p> <p><b>4a</b> Fast vollständig schwarz, aber mit hellen (weißlichen oder gelblichen) Elementen (Gesichtszeichnung, Genitalbüschel, Hände und Füße) <b>5</b></p> <p><b>4b</b> Nicht vorwiegend schwarz <b>10</b></p> <p><b>5a</b> Scheitelhaar domförmig hochgestellt; Gewicht 6–10 kg; heller Backenbart <b>6</b></p> <p><b>5b</b> Scheitelhaar nicht domförmig hochgestellt <b>7</b></p> <p><b>6a</b> Backenbart weiß, selten blaßgelb; Brustbehaarung schwarz<br/><i>H. leucogenys</i>, Männchen (Abb. 24, 26)</p> <p><b>6b</b> Backenbart blaßgelb bis orange, seitlich abstehend, wirkt "gebürstet"; Brustbehaarung rotbraun aufgehellt<br/><i>H. gabriellae</i>, Männchen (Abb. 22)</p> | <p><b>7a</b> Hände und Füße weiß behaart; Gewicht 4–8 kg <b>8</b></p> <p><b>7b</b> Hände und Füße nicht weiß behaart <b>9</b></p> <p><b>8a</b> Weißer Gesichtskranz relativ breit und vollständig; keine helle Krone um den Kopf; Hände und Füße weiß bis zu Hand- resp. Fußgelenk; kein weißes Genitalbüschel<br/><i>H. lar</i> (Abb. 8)</p> <p><b>8b</b> Weißer Gesichtskranz relativ dünn, nur über den Augen breit; helle Krone um Kopf; Hände und Füße nur am Ende weiß; weißes Genitalbüschel (ca. 5,5 cm)<br/><i>H. pileatus</i>, Männchen (Abb. 15)</p> <p><b>9a</b> Weißes Überaugenband; Gewicht 5–9 kg; Wangenregion nicht aufgehellt; deutlich ausgeprägter Kinnbart; langes Genitalbüschel (ca. 7,5 cm)<br/><i>H. hooleck</i>, Männchen (Abb. 18)</p> <p><b>9b</b> Weißes oder graues Überaugenband (bei älteren Weibchen oft reduziert); Gewicht 4–7 kg; Männchen oft mit grau oder weißlich aufgehelltem Backenbart, Weibchen oft ohne diesen; kein deutlicher Kinnbart; Männchen mit deutlichem, aber relativ kleinem Genitalbüschel (ca. 5 cm)<br/><i>H. agilis</i> (Abb. 4)</p> <p><b>10a</b> Rücken und Extremitäten blaßgelb, gelb, orange oder beigebraun, nicht grau oder dunkelbraun; schwarze Kopfplatte aus vertikal aufgestellten Haaren, seitlich scharf abgegrenzt; Gewicht 6–10 kg <b>11</b></p> <p><b>10b</b> Nicht wie <b>10a</b>; schwarze Kopfplatte, wenn vorhanden, aus flach anliegenden Haaren <b>13</b></p> <p><b>11a</b> Brust (und manchmal Bauch) schwarz oder dunkelbraun behaart<br/><i>H. concolor</i>, Weibchen (Abb. 21)</p> <p><b>11b</b> Brust und Bauch hell wie Rücken <b>12</b></p> <p><b>12a</b> Gesichtsumrahmung meistens weiß und deutlich heller als Hals, oft nur dünn, aber in der Regel vollständig; Wangenbehaarung nicht seitlich abstehend<br/><i>H. leucogenys</i>, Weibchen (Abb. 25, 27)</p> <p><b>12b</b> Gesichtsumrahmung meistens gelblich, oft nicht heller als Hals oder unvollständig; Backenbart blaßgelb bis orange, seitlich abstehend, wirkt "gebürstet"<br/><i>H. gabriellae</i>, Weibchen (Abb. 23)</p> <p><b>13a</b> Scheitelbehaarung flach anliegend, hellbeige, deutlich aufgehellt gegenüber dunkelbrauner Wangenpartie; Gewicht 5–9 kg; weißes Haarband zieht von den Wangen unter den Augen durch nach oben über den Nasenrücken; deutlich ausgeprägter heller Kinnbart<br/><i>H. hooleck</i>, Weibchen (Abb. 19)</p> |
|--|--|

- 13b** Kein weißes Haarband unter Augen und über Nasenrücken; Gewicht 4-8 kg **14**
- 14a** Kopfplatte und Brustlatz schwarz, beide scharf abgegrenzt; Brustlatz dreieckig, mit Spitze bis zur Genitalregion reichend; Rücken und Extremitäten hellgrau oder isabellfarben; kein heller Gesichtskranz; dünnes weißes Überaugenband kann vorhanden sein, fehlt aber meist; lange, weiße Schläfenfransen über schwarze Wangenregion herabhängend *H. pileatus*, Weibchen (Abb. 16)
- 14b** Schwarze Kopfplatte und Brustlatz, wenn vorhanden, nicht scharf abgegrenzt; keine langen, weißen Schläfenfransen über schwarzer Wangenregion **15**
- 15a** Weiße Hände und Füße; Körperbehaarung variabel: blaßgelb, gelb, beigebraun, nußbraun, dunkelbraun (oder schwarz, siehe auch unter **8a**), aber nicht grau; keine dunkel abgegrenzte Kopfplatte; keine dunkel abgegrenzte Bauchregion; Gesichtskranz weiß, meist vollständig *H. lar* (Abb. 7, 9)
- 15b** Hände und Füße nicht weiß **16**
- 16a** Silbergraue Körperbehaarung; nur Kopfplatte und Bauch können manchmal dunkelgrau oder schwarz verdunkelt sein; weißes Überaugenband breit, deutlich und scharf abgegrenzt, seitlich von den Augen zugespitzt; deutlich ausgeprägter, nach vorn gerichteter, weißlicher Kinnbart *H. moloch* (Abb. 10, 11)
- 16b** Nicht wie **16a**; nicht silbergrau, kein nach vorn gerichteter, weißer Kinnbart **17**
- 17a** Körperbehaarung variabel; mausgrau, graubraun, nußbraun, oder dunkelbraun; Kopfplatte, Bauch und Extremitäten können kontrastreich dunkelgrau, schwarzbraun oder schwarz verdunkelt sein; Finger und Zehen bei manchen Tieren schwarz abgesetzt; Füße bei manchen Tieren deutlich aufgehellt; Gesichtskranz in seiner Ausbildung sehr variabel, meist ist nur das Überaugenband weißlich; Genitalbüschel des Männchens sehr klein (ca. 2,5 cm) *H. muelleri* (Abb. 12-14)
- 17b** Körperbehaarung variabel: blaßgelb, gelb, beigebraun, graubraun, nußbraun, dunkelbraun (oder fast schwarz, siehe auch **9b**); Kopfplatte, Bauch und Extremitäten können kontrastreich dunkelgrau, schwarzbraun oder schwarz verdunkelt sein; Finger und Zehen bei manchen Tieren schwarz abgesetzt; weißes Überaugenband (bei älteren Weibchen oft reduziert); Männchen oft mit grau oder weißlich aufgehelltem Backenbart, Weibchen oft ohne diesen; Männchen mit deutlichem, aber relativ kleinem Genitalbüschel (ca. 5 cm), das bei manchen Tieren hell abgesetzt ist *H. agilis* (Abb. 3-6)

## Zusammenfassung

Eine Studie an freilebenden Gibbons, Zootieren und umfangreichem Museums-Material sowie eine Auswertung der einschlägigen Literatur zeigt, daß die Gibbons (Genus *Hylobates*) mindestens 11, möglicherweise 12 Arten umfassen, welche sich in 4 verschiedene Gruppen gliedern (Subgenera *Hylobates*, *Bunopithecus*, *Nomascus* und *Symphalangus*): dies sind die 44-Chromosomen-Gibbons (einschließlich der *Lar*-Gruppe und *H. klossii*: 5 Arten); der Huloock (*H. hoolock*, 1 Art); die *Concolor*-Gruppe (3, möglicherweise 4 Arten); und der Siamang (*H. syndactylus*, 1 Art). Ein Bestimmungsschlüssel sowie Farbabbildungen aller 11 Gibbonarten werden vorgestellt.

## Summary

A study of wild and captive gibbons and museum specimens, and a survey of the literature suggests that gibbons (genus *Hylobates*) include at least 11, possibly 12 species, which form 4 distinct groups (subgenera *Hylobates*, *Bunopithecus*, *Nomascus*, and *Symphalangus*): These are the 44-chromosome gibbons (including the *Hylobates lar* group and *H. klossii*: 5 species); the hoolock (*H. hoolock*, 1 species); the *H. concolor* group (3, possibly 4 species); and the siamang (*H. syndactylus*, 1 species). A key for the identification of adult gibbons with colour photographs of all recognised species (11) is presented.

## Literatur

- BERGER, G. & TYLINEK, E. (1984): *Das große Affenbuch*. Hannover: Landbuch-Verlag GmbH.
- BIEGERT, J. (1973): Dermatoglyphics in gibbons and siamangs. In RUMBAUGH, D. M. (Ed.), *Gibbon and siamang vol. 2* (pp. 163-184). Basel: Karger.
- BROCKELMAN, W. Y. & GITTINS, S. P. (1984): Natural hybridization in the *Hylobates lar* species group: Implications for speciation in gibbons. In PREUSCHOF, H.; CHIVERS, D.J.; BROCKELMAN, W. Y. & CREEL, N. (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 498-532). Edinburgh: Edinburgh University Press.
- BRUCE, E. J. & AYALA, F. J. (1979): Phylogenetic relationships between man and the apes: Electrophoretic evidence. *Evolution* 33: 1040-1056.
- CHIVERS, D. J. (1977): The lesser apes. In PRINCE RAINIER III OF MONACO & BOURNE, G. H. (Eds.), *Primate conservation* (pp. 539-598). New York: Academic Press.

- CHIVERS, D. J. & GITTINS, S. P. (1978): Diagnostic features of gibbon species. *International Zoo Yearbook* 18: 157–164.
- CREEL, N. & PREUSCHOFT, H. (1976): Cranial morphology of the lesser apes. A multivariate study. In RUMBAUGH, D. M. (Ed.), *Gibbon and siamang*, vol. 4 (pp. 219–303). Basel: Karger.
- CREEL, N. & PREUSCHOFT, H. (1984): Systematics of the lesser apes: A quantitative taxonomic analysis of craniometric and other variables. In PREUSCHOFT, H.; CHIVERS, D. J.; BROCKELMAN, W. Y. & CREEL, N. (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 562–613). Edinburgh: Edinburgh University Press.
- DAO VAN TIEN (1983): On the North Indochinese gibbons (*Hylobates concolor*) (Primates: Hylobatidae) in North Vietnam. *Journal of Human Evolution* 12: 367–372.
- DARGA, L. L.; BABA, M. L.; WEISS, M. L. & GOODMAN, M. (1984): Molecular perspectives on the evolution of the lesser apes. In PREUSCHOFT, H.; CHIVERS, D. J.; BROCKELMAN, W. Y. & CREEL, N. (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 448–466). Edinburgh: Edinburgh University Press.
- DARGA, L. L.; GOODMAN, M. & WEISS, M. L. (1973): Molecular evidence on the cladistic relationships of the Hylobatidae. In RUMBAUGH, D. M. (Eds.), *Gibbon and siamang*, vol. 2 (pp. 149–162). Basel: Karger.
- DENE, H. T.; GOODMAN, M. & PRYCHODKO, W. (1976): Immunodiffusion evidence on the phylogeny of the primates. In GOODMAN, M.; TASHIAN, R. E. & TASHIAN, J. H. (Eds.), *Molecular anthropology. Genes and proteins in the evolutionary ascent of the primates* (pp. 171–195). New York: Plenum Press.
- DOOLITTLE, R. F.; WOODING, G. L.; LIN, Y. & RILEY, M. (1971): Hominoid evolution as judged by fibrinopeptid structures. *Journal of Molecular Evolution* 1: 74–83.
- FELSENSTEIN, J. (1987): Estimation of hominoid phylogeny from a DNA hybridization data set. *Journal of Molecular Evolution* 26: 123–131.
- FLEAGLE, J. G. (1984): Are there any fossil gibbons? In PREUSCHOFT, H.; CHIVERS, D. J.; BROCKELMAN, W. Y. & CREEL, N. (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 431–447). Edinburgh: Edinburgh University Press.
- GARZA, J. C. & WOODRUFF, D. S. (1992): A phylogenetic study of the gibbons (*Hylobates*) using DNA obtained non-invasively from hair. *Molecular Phylogeny and Evolution* 1: 202–210.
- GEISSMANN, T. (1993): *Evolution of communication in gibbons (Hylobatidae)*. Ph.D. dissertation, Anthropological Institute, Phil. Fac. II, Zürich University.
- GOLDMAN, D.; GIRI, P. R. & O'BRIEN, S. J. (1987): A molecular phylogeny of the hominoid primates as indicated by two-dimensional protein electrophoresis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 84: 3307–3311.
- GROVES, C. P. (1972): Systematics and phylogeny of gibbons. In RUMBAUGH, D. M. (Eds.), *Gibbon and siamang*, vol. 1 (pp. 1–89). Basel: Karger.
- GROVES, C. P. (1984): A new look at the taxonomy and phylogeny of the gibbons. In PREUSCHOFT, H.; CHIVERS, D. J.; BROCKELMAN, W. Y. & CREEL, N. (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 542–561). Edinburgh: Edinburgh University Press.
- GROVES, C. P. (1989): *A theory of human and primate evolution*. Oxford: Clarendon Press.
- GROVES, C. P. (1993): Speciation in living hominoid primates. In KIMBEL, W. H. & MARTIN, L. B. (Eds.), *Species, species concepts, and primate evolution* (pp. 109–121). Plenum Press: New York and London.
- GROVES, C. P. & WANG, Y. (1990): The gibbons of the subgenus *Nomascus* (Primates, Mammalia). *Zoological Research* 11: 147–154.
- HAIMOFF, E. H. (1983): *Gibbon songs: An acoustical, organizational, and behavioural analysis*. Ph.D. dissertation, University of Cambridge.
- HAIMOFF, E. H.; CHIVERS, D. J.; GITTINS, S. P. & WHITTEN, A. J. (1982): A phylogeny of gibbons based on morphological and behavioural characters. *Folia Primatologica* 39: 213–237.
- HAIMOFF, E. H.; GIYF INS, S. R.; WHITTEN, A. J. & CHIVERS, D. J. (1984): A phylogeny and classification of gibbons based on morphology and ethology. In PREUSCHOFT, H.; CHIVERS, D. J.; BROCKELMAN, W. Y. & CREEL, N. (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 614–632). Edinburgh: Edinburgh University Press.
- HELLEKANT, G.; DUBOIS, G.; GEISSMANN, T.; GLASER, D. & VAN DER WEEL, H. (1990): Taste responses of chorda tympani proper nerve in the white-handed gibbon (*Hylobates lar*). In DØVING, K. B. (Eds.), *ISOT X Proceedings of the Tenth International Symposium on Olfaction and Taste held at the University*

of Oslo, Norway, July 16–20, 1989 (pp. 115–131). Oslo: GCS A. S.

LEIGHTON, D. K. (1987): Gibbons: Territoriality and monogamy. In SMUTS, B. B.; CHENEY, D. L. SEYFARTH, R. M.; WRANGHAM, R. W. & STRUHSAKER, T. T. (Eds.), *Primate societies* (pp. 135–145). Chicago and London: University of Chicago Press.

MA, S. & WANG, Y. (1986): [The taxonomy and distribution of the gibbons in southern China and its adjacent region – with description of three new subspecies]. *Zoological Research* 7: 393–410 (Chinese text, English summary).

MARSHALL, J. T. & MARSHALL, E. R. (1976): Gibbons and their territorial songs. *Science* 193: 235–237.

MARSHALL, J. T. & SUGARDJITO, J. (1986): Gibbon systematics. In SWINDLER, D. K. & ERWIN, J. (Eds.), *Comparative primate biology, vol. 1: Systematics, evolution, and anatomy* (pp. 137–185). New York: Alan R. Liss.

MARSHALL, J. T.; SUGARDJITO, J. & MARKAYA, M. (1984): Gibbons of the *Iar* group: Relationships based on voice. In PREUSCHOFT, H.; CHIVERS, D. J.; BROCKELMAN, W. Y. & CREEL, N. (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 533–541). Edinburgh: Edinburgh University Press.

MATHER, R. (1992): *A field study of hybrid gibbons in central Kalimantan, Indonesia*. Ph.D. thesis, Cambridge University.

NAPIER, J. R. & NAPIER, P. H. (1967): *A handbook of living primates*. London and New York: Academic Press.

POCOCK, R. I. (1927): The gibbons of the genus *Hylobates*. *Proceedings of the Zoological Society, London* 1927 (2):719–741.

PROUTY, L. A.; BUCHANAN, P. D.; POLLITZER, W. S. & MOOTNICK, A. R. (1983): *Bunopithecus*: A genus-level taxon for the hoolock gibbon (*Hylobates hoolock*). *American Journal of Primatology* 5: 83–87.

REMANE, A. (1921): Beiträge zur Morphologie des Anthropoidengebisses. *Wiegmann-Archiv für Naturgeschichte* 87 (Abt. A) (11): 1–179.

SARICH, V. M. & CRONIN, J. E. (1976): Molecular systematics of the primates. In GOODMAN, M.; TASHIAN, R. E. & TASHIAN, J. H. (Eds.), *Molecular anthropology. Genes and proteins in the evolutionary ascent of the primates* (pp. 141–170). New York: Plenum Press.

SAWALISCHIN, M. (1991): Der *Musculus flexor communis brevis digitorum pedis* in der Primatenreihe, mit spezieller Berücksichtigung der menschlichen Varietäten. *Morphologisches Jahrbuch* 42: 557–663.

SCHULTZ, A. H. (1933): Observations on the growth, classification and evolutionary specialization of gibbons and siamangs. *Human Biology* 5: 212–255, and 385–428.

SCHULTZ, A. H. (1973): The skeleton of the *Hylobatidae* and other observations on their morphology. In RUMBAUGH, D. M. (Ed.), *Gibbon and siamang, vol. 2* (pp. 1–54). Basel: Karger.

SHAFER, D. A. (1986): Evolutionary cytogenetics of the siabon (gibbon-siamang) hybrid apes. In TAUB, D. M. & KING, F. A. (Eds.), *Current perspectives in primate biology* (pp. 226–239). New York: Van Nostrand Reinhold Company.

SIBLEY, C. G. & AHLQUIST, J. E. (1984): The phylogeny of hominoid primates, as indicated by DNA-DNA hybridization. *Journal of Molecular Evolution* 20: 2–15.

SIBLEY, C. G. & AHLQUIST, J. E. (1987): DNA hybridization evidence of hominoid phylogeny: Results from an expanded data set. *Journal of Molecular Evolution* 26: 99–121.

STANYON, R.; SINEO, L.; CHIARELLI, B.; CAMPERIO-CIANI, A.; HAIMOFF, E. H.; MOOTNICK, A. R. & SUTARMAN, D. (1987): Banded karyotypes of the 44-chromosome gibbons. *Folia Primatologica* 48: 56–64.

VAN TUINEN, P. & LEDBETTER, D. H. (1983): Cytogenetic comparison and phylogeny of three species of *Hylobatidae*. *American Journal of Physical Anthropology* 61: 453–466.

VAN TUINEN, P. & LEDBETTER, D. H. (1989): New, confirmatory and regional gene assignments in the white-checked gibbon *Hylobates concolor*. *Cytogenetics and Cell Genetics* 51: 1094–1095 (Abstract only).

WIENBERG, J. & STANYON, R. (1987): Fluorescent heterochromatin staining in primate chromosomes. *Human Evolution* 2: 445–457.

WISLOCKI, G. B. (1929): On the placentation of primates, with a consideration of the phylogeny of the placenta. *Contributions to Embryology* 20 (111): 51–80, + 7 plates.

WISLOCKI, G. B. (1932): On the female reproductive tract of the gorilla, with a comparison of that of other primates. *Contributions to Embryology* 23 (135): 163–204, + 12 plates.