

# Die Gesänge der Gibbons und die Evolution der Musik

T. Geissmann u. R. Dallmann

*Traurig sind die Gesänge der Gibbons bei den drei Schluchten von Pa-tung;*

*Nach drei Rufen in der Nacht, nässen Tränen das Kleid [des Reisenden].*

(Chinesisches Lied, 4. Jahrhundert, zitiert in [82], S. 46)

## 1 Einleitung

Owen schrieb 1868 von den Gibbons oder Kleinen Menschenaffen: „...unter allen Säugetieren kann man nur von ihnen sagen, dass sie sängen.“ Obwohl es auch noch ein paar andere Säugetiere gibt, die gesangsähnliche Vokalisationen produzieren, zeigt der Epigraph doch, welche starken Emotionen die Gibbongesänge beim menschlichen Hörer hervorrufen können.

Das Interessante an einem Vergleich zwischen den Gesängen von Gibbons und Menschen ist doch die Frage, ob Ähnlichkeiten zwischen diesen beiden Rückschlüsse auf die Evolution der menschlichen Musik zulassen. Sind also diese Ähnlichkeiten (1.) purer Zufall, (2.) analoge Eigenschaften, die sich unabhängig voneinander unter einem ähnlichen selektiven Druck entwickelt haben oder (3.) aus einer gemeinsamen Urform entstandenes Ergebnis der Evolution?

Wir werden zunächst die Gibbons und ihre Gesänge beschreiben. Im nächsten Abschnitt werden dann von einem stammesgeschichtlichen Standpunkt aus die Gibbon-Gesänge mit den Vokalisationen anderer nicht-menschlicher Primaten verglichen. Schließlich versuchen wir aufzuzeigen, ob mit Hilfe der Vokalisationen nicht-menschlicher Primaten die Evolution der menschlichen Musik zumindest ansatzweise beleuchtet werden kann.

## 2 Gibbons und ihre Gesänge

### 2.1 Was sind Gibbons?

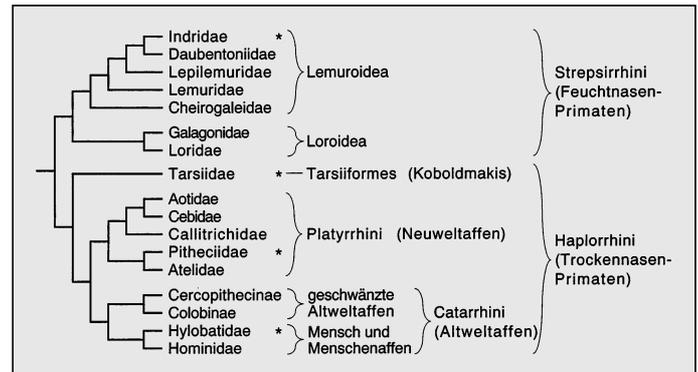
Die Gibbons oder Kleinen Menschenaffen bilden eine hochspezialisierte und sehr homogene Gruppe innerhalb der Menschenaffen. Zur Zeit sind zwölf Arten anerkannt, die sich in vier Gattungen unterteilen lassen und die Familie (Hylobatidae) bilden [26, 72]. Zusammen mit den Orang-Utans, den Schimpansen, den Gorillas und dem Menschen bilden die Gibbons die Gruppe der Menschenaffen (Hominoidea) und sind darin die viertnächsten Verwandten des Menschen (Abb. 1).

Der Lebensraum der Gibbons ist die Kronenregion der südost-asiatischen Regenwälder. Um sich in diesem Lebensraum gegen Konkurrenz durchsetzen zu können, haben sie extreme Spezialisierungen erworben. Unter an-

derem haben sie zwei besondere Formen der Lokomotion entwickelt, zum einen zweibeiniges Gehen (Bipedie), vor allem aber Schwinghangeln oder Brachiation. So ist es Gibbons nicht nur möglich, zweibeinig auf den Ästen zu laufen, sie können sich auch schnell und ökonomisch durch die Äste hangeln. Da sie hangelnd auch Futter an dünnen Ästen und Zweigen erreichen können, trägt diese Fähigkeit zur Überlegenheit der Gibbons gegenüber anderen Säugern vergleichbaren Gewichts bei. In Zusammenhang mit

**Abb. 1 (oben): Vermutete verwandtschaftliche Beziehung zwischen den Familien und einigen Unterfamilien der rezenten Primaten** (Phylogenie nach [65] und [8], verändert; Nomenklatur nach [31]. Sterne bezeichnen die vier singenden und duettierenden Gruppen: *Indri* (eine Gattung der Indridae), *Tarsius* (eine Gattung der Tarsiidae), *Callicebus* (eine Gattung der Pitheciidae), und alle Gattungen der Hylobatidae. Wie man erkennen kann, sind die vier Gruppen nur entfernt miteinander verwandt.

**Abb. 2 (unten): Singendes Männchen des Weißhand-Gibbons (*Hylobates lar*, Zoo Rapperswil, Schweiz).**



ihrer Fortbewegungsweise haben die Gibbons auch eine ganze Reihe von anatomischen Anpassungen entwickelt, von denen die verlängerten Arme und Hände sicherlich die augenfälligsten sind (Abb. 2).

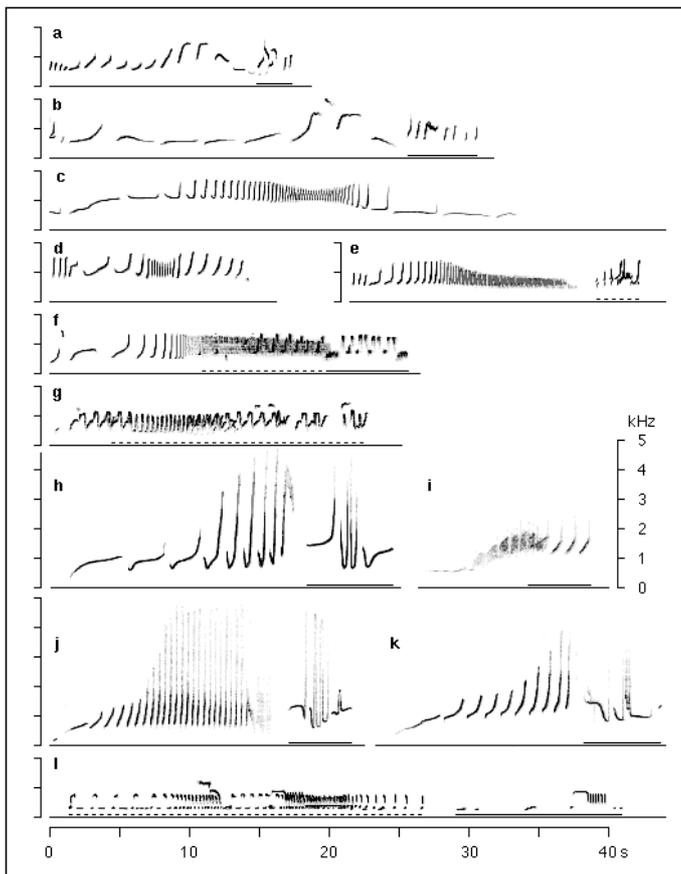
Gibbons leben in monogamen Familiengruppen. Diese Sozialstruktur ist bei Säugetieren recht ungewöhnlich und lediglich bei etwa 3 % aller Arten zu finden; im Gegensatz dazu ist Monogamie bei etwa 90 % aller Vogelarten verwirklicht [42]. Wie bei den meisten anderen monogamen Primatenarten bestehen auch die Familiengruppen der Gibbons aus einem erwachsenen Elternpaar und 1 bis 3 noch nicht geschlechtsreifen Nachkommen. Jede Gibbongruppe erhebt exklusiven Anspruch auf ein Territorium, das aktiv von seinen Besitzern verteidigt wird.

Die „ohrenfälligste“ Spezialisierung sind jedoch die weitreichenden morgendlichen Vokalisationen der Gibbons, die üblicherweise als „Gesänge“ bezeichnet werden. Darauf möchten wir in den folgenden Abschnitten näher eingehen.

## 2.2 Was sind Gibbongesänge und -duette?

Im Folgenden verstehen wir unter Gesang eine wiederholte Serie von mehreren Lauten von zumeist verschiedenen

**Abb. 3: Sonogramme von great call-Sequenzen aller Gibbonarten.** Sonogramme c und f sind Ausschnitte aus Weibchen-Solo-Gesängen; alle anderen Sonogramme stammen von Duettgesängen. Männchen-Soli sind durchgehend unterstrichen, gleichzeitige Vokalisationen von Männchen und Weibchen sind mit Unterbruch unterstrichen. a. *Hylobates agilis* (Zoo Asson, Frankreich); b. *H. lar* (Paignton Zoo, U.K.); c. *H. moloch* (Zoo Hellabrunn, München); d. *H. muelleri* (Paignton Zoo, U.K.); e. *H. pileatus* (Zürich Zoo); f. *H. klossii* (Süd-Pagai, Indonesien, rec.: R.R. Tenaza); g. *Bunopithecus hoolock* (Kunming Zoo, China); h. *Nomascus concolor* (Xujiaba, Ailao Mountains, China); i. *N. sp. cf. nasutus* (Bawangling-Naturreiservat, Hainan, China); j. *N. leucogenys* (Paris, Ménagerie, Frankreich); k. *N. gabriellae* (Zoo Mulhouse, Frankreich); l. *Symphalangus syndactylus* (Metro Zoo, Miami, U.S.A.).



Lauttypen, die so in Folge geäußert werden, dass ein wiedererkennbares Zeitmuster oder Motiv entsteht [78], oder anders gesagt: Gesang besteht aus „Strophenfolgen mit nicht-zufälliger Folgewahrscheinlichkeit“ [75].

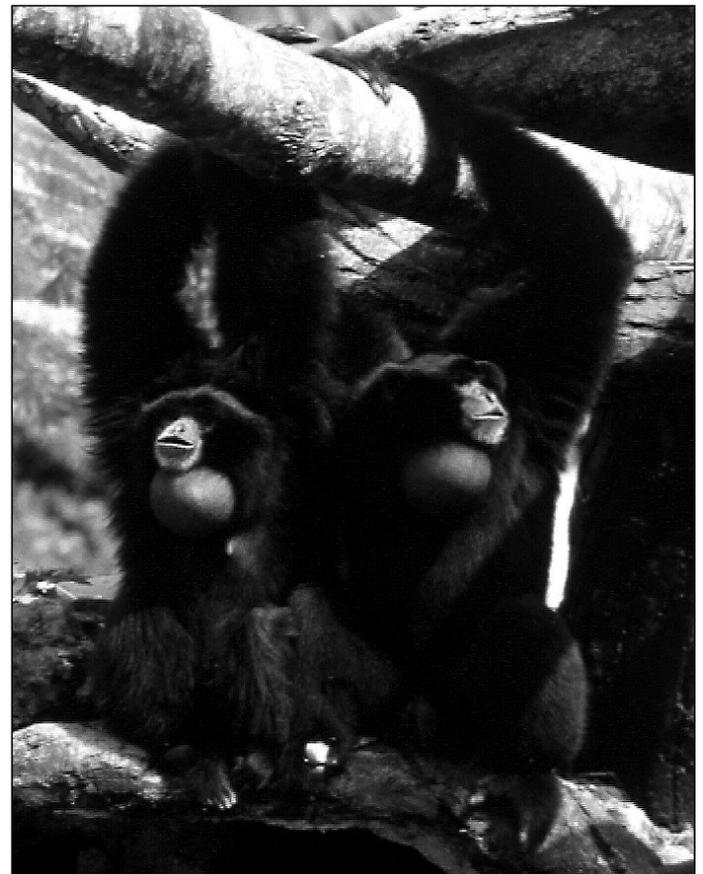
Gibbons produzieren laute und weitreichende Gesänge (Abb. 2), die je nach Art und Kontext zwischen zehn und dreißig Minuten andauern können. Allerdings wurden von Männchen der Gattung *Hylobates* auch gelegentlich Gesänge aufgezeichnet, die über eine Stunde andauerten. Gibbongesänge werden bevorzugt in den frühen Morgenstunden geäußert, wobei die einzelnen Arten und Geschlechter oft unterschiedliche Präferenzen für die Zeit vor, während oder nach der Dämmerung aufweisen (Abb. 3).

Gibbongesänge zeichnen sich auch dadurch aus, dass sie stereotyp und artspezifisch sind [21, 23, 33, 47, 48, 49, 50]. Arten können also leicht anhand ihrer Gesänge identifiziert werden (Abb. 3). Außerdem eignen sich Gesangsmerkmale sehr gut, um die systematischen Beziehungen zwischen den Gibbonarten zu beurteilen und ihre Stammesgeschichte zu rekonstruieren [11, 26, 35, 36, 51].

Eine andere Spezialisierung der Gibbons sind die Duette, die bei allen Arten vorkommen (mit Ausnahme von *H. klossii* und *H. moloch*, beschrieben in [21]). Duette sind zumeist bei Paaren zu finden (Abb. 4). Typischerweise kombinieren die Paarpartner ihre Vokalisationen mit mehr oder minder präzisen Zeitintervallen zu einem festen Lautgefüge.

Bei vielen Gibbonarten produziert das Männchen einen oder mehrere Typen von kurzen Strophen, die im Laufe des Gesanges immer komplexer ausgeschmückt werden (Indikatoren für die Komplexität sind beispielsweise die Anzahl an Lauten, die Anzahl an verschiedenen Laut-Typen oder die Häufigkeit an Frequenzmodulationen pro

**Abb. 4: Duettierendes Siamangpaar (*Symphalangus syndactylus*, Zoo Hellabrunn, München).**



Strophe). Das Weibchen steuert in mehr oder weniger regelmäßigen Intervallen lange weibchen-spezifische Strophen bei, die gemeinhin als *great calls* bezeichnet werden. Bei den meisten Arten bestehen diese *great calls* aus einer besonders rhythmischen Serie von langen Lauten die im Tempo und/oder in der Maximalfrequenz zunehmen. Das Männchen hört zu Beginn des *great calls* auf zu vokalisieren, setzt aber am Ende des *great calls* wieder mit einer besonderen Antwort-Strophe (*coda*) ein. Danach fährt das Männchen wieder mit den üblichen Kurz-Strophen fort. Außerdem zeigen ein oder beide Paarpartner auf dem Höhepunkt des *great calls* oft ein wildes Hin- und Herhängeln, das auch von Ästeschütteln und Haaresträuben begleitet werden kann (Abb. 5). Die Kombination aus weiblichem *great call* und männlicher *coda* wird als *great call*-Sequenz bezeichnet (Abb. 3) und kann mehrere Male während eines einzelnen Gesanges wiederholt werden. Natürlich kann dies nur eine sehr vereinfachte Beschreibung der Gibbon-Duette sein. Die meisten Gibbon-Arten produzieren während ihres Gesanges zusätzlich noch andere als die *great call*-Sequenzen. Hinzu kommt, dass die Weibchen der meisten Arten neben den *great calls* auch andere Strophen produzieren. Diese Lautäußerungen werden aber von den meisten Studien ignoriert, da sie viel weniger stereotyp ablaufen und oft nicht so laut wie die *great calls* (und *great call*-Sequenzen) sind.

Beim Siamang (*Symphalangus syndactylus*) und vielleicht auch beim Hulock (*Bunopithecus hoolock*) ist die Struktur des Duetts – sogar in der *great call*-Sequenz – wesentlich komplexer als eine einfache Kombination von *great call* und *coda* und beinhaltet mehrere verschiedene Strophen und wiederholte vokale Interaktionen zwischen Männchen und Weibchen [25]. Marshall und Sugardjito [50, S. 155] schreiben sogar: „Das [Siamang] Duett ist wahrscheinlich das komplizierteste Opus, das von einem anderen Landwirbeltier als dem Menschen gesungen wird.“

### 2.3 Vererbung

Obwohl man bei Affen oft große Lernleistungen antrifft und im Gegensatz dazu, was wir von der Gesangsentwicklung bei vielen Vogelarten wissen, werden die artspezifischen

**Abb. 5:** Brachiations-Display eines Siamang-Männchens (*Symphalangus syndactylus*) im Höhepunkt der Duettsequenz. Man beachte die gesträubten Haare (Zoo Hellabrunn, München).



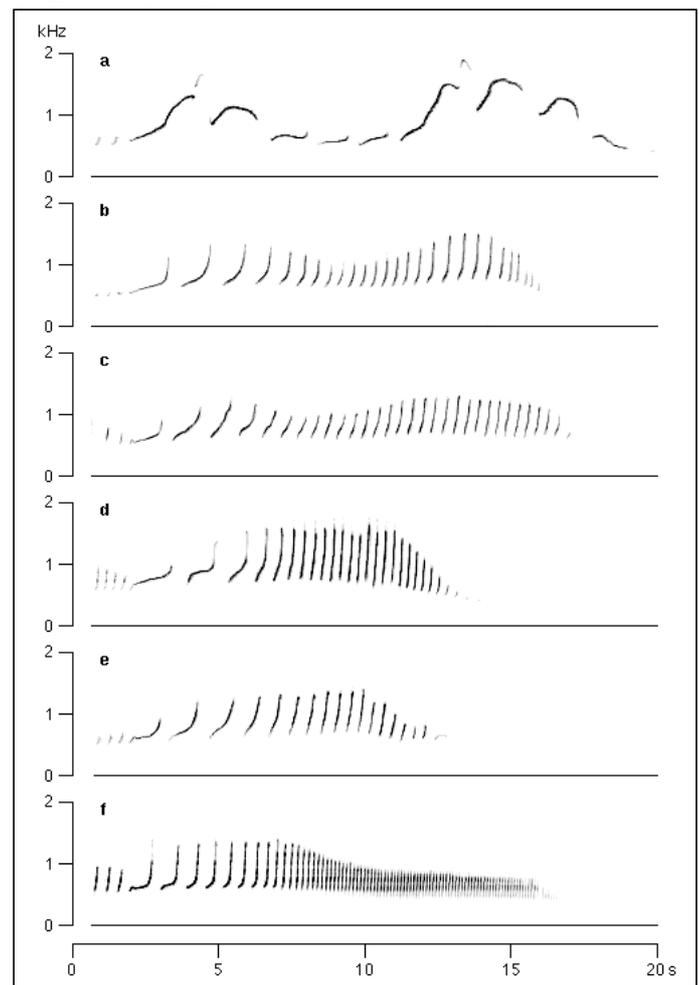
gesangsmerkmale bei Gibbons nicht erlernt. Dies konnte in einer Studie über das Vokalrepertoire von Hybridgibbons nachgewiesen werden [20, 21].

Ein Hybride, der von seinen Eltern in einem Zoo aufgezogen wird, in dem keine andere Gibbons gehalten werden, kann lediglich den Männchengesang der Art seines Vaters und den Weibchengesang der Art seiner Mutter als potentielle Vorlagen für seinen eigenen Gesang verwenden.

Wenn beispielsweise der Vater eines solchen Mischlingsweibchens ein *H. lar* und die Mutter ein *H. muelleri* ist, so hört diese Hybridin ausschliesslich *great calls* von *H. muelleri*, da nur die Weibchen diese Gesangselemente zeigen. Wenn *great calls* also erlernt würden, so sollte das Hybridweibchen den Gesang der Mutter übernehmen und *great calls* wie *H. muelleri* produzieren. Wäre andersherum der Vater ein *H. muelleri* und die Mutter ein *H. lar*, dann sollte man den Gesang eines *H. lar* beim Jungtier erwarten.

Allerdings stimmt keine dieser Möglichkeiten mit der Realität überein (Abb. 6). Der Nachwuchs beider vorgestellten Elternpaare produziert die gleichen, für diese Hybriden typischen *great calls*, die sich aus Elementen der *great calls* beider Elternarten zusammensetzen, obwohl jeder Hybrid nur von einer Elternart (der Mutterart) eine potentielle *great call*-Vorlage zur Verfügung hatte.

**Abb. 6:** Sonagramme der *great calls* von Weibchen zweier Gibbonarten (a. Weißhand-Gibbon, *Hylobates lar* und f. Borneo-Gibbon, *H. muelleri*) und mehrerer miteinander unverwandter F1-Hybriden zwischen beiden Arten (b–d: *H. lar* x *H. muelleri*, e. *H. lar* x *H. muelleri*): a. (Zoo Al Magli, Schweiz); b. „Micky“ (Zoo Duisburg); c. namenloses Weibchen (Privatbesitzer, Mazé, Frankreich); d. „Tina“ (Ravensden Farm, Rushden, U.K.); e. namenloses Weibchen (Micke Grove Zoo, rec.: R.R. Tenaza); f. (Paignton Zoo, U.K.).



Dieses und ähnliche Ergebnisse von männlichen und weiblichen Hybriden verschiedener Gibbonarten zeigen, dass Gibbons ihr Gesangsrepertoire nicht von Vorbildern erlernen.

## 2.4 Funktionelle Interpretationen

Es ist offensichtlich, dass die Gesänge der Gibbons genauso wie die der Vögel mehr als eine Funktion erfüllen. Bereits *Marshall* und *Marshall* [48] vermuteten, dass verschiedene Selektionsdrücke auf das Duettrepertoire von Männchen und Weibchen wirken. Möglicherweise unterscheiden sich auch verschiedene Gesangsabschnitte desselben Individuums in ihrer Funktion [30].

Anscheinend werden die meisten Gesänge weder durch einen wahrnehmbaren externen Stimulus ausgelöst noch als Antwort auf Vokalisationen einer Nachbargruppe abgegeben. Nur gelegentlich reagieren Gibbons mit Gesängen als Antwort auf bedrohliche Situationen – so gaben freilebende Hainan-Schopfgibbons gelegentlich *great calls* in Richtung des Beobachters ab (eigene Beobachtungen, TG).

Die für Duett-Gesänge am häufigsten vorgeschlagenen Funktionen sind Verteidigung von Ressourcen (wie Territorium, Futterplätzen, Partnern) und Stärkung der Paarbindung [5, 9, 15, 52]. Allerdings ist die Paarbindungsfunktion nicht unumstritten [10] und konnte bis vor kurzem „noch für keine singende Tierart gezeigt werden“ [32]. Laut *Brockelman* [5] ist „diese Funktion des Duettierens nur schlecht verstanden, da es nicht geklärt ist, wie Duette dies bewerkstelligen sollten oder wie diese Idee bewiesen werden könnte. Kurz, es gibt keine eindeutige Methode, um diese Art von Kommunikationsverhalten zu analysieren.“

*Wickler* [86] schlug erstmalig einen plausiblen Mechanismus vor, wie das Duettieren die Stärke der Paarbindung beeinflussen könnte. Wenn Paarpartner zunächst lernen müssten, miteinander zu duettieren, dann würde die Wahrscheinlichkeit eines Partnerwechsels geringer, weil bei jedem neuen Partner wieder gelernt werden müsste richtig zu duettieren. Um die Paarbindungshypothese unterstützen zu können, müssen die folgenden drei Bedingungen erfüllt sein: (1.) Die Verbesserung der Duette muss eine notwendige Voraussetzung für die Kopulation darstellen. (2.) Die Paare müssen sich anhand ihrer Duette unterscheiden lassen. (3.) Paarspezifische Duetteigenschaften müssen auf einer partner-orientierten Duettbeziehung von mindestens einem der Partner beruhen. Um diese Vorhersagen zu testen, wurden die Veränderungen in der Duettstruktur von zwei Siamang-Paaren (*Symphalangus syndactylus*) vor und nach einem erzwungenen Partnerwechsel verglichen [24]. Die beiden neu entstandenen Paare sind anscheinend die ersten dokumentierten Fälle, bei denen die Bedingungen von *Wicklers* Paarbindungshypothese erfüllt sind: Die untersuchten Tiere zeigten vor dem Partnertausch eine stabile Gesangsstruktur, die paar-spezifische Interaktionsmerkmale aufwies. Nach dem Partnertausch kollabierte die stabile Struktur zunächst, stabilisierte sich aber nach einiger Zeit wieder. Dabei setzten sich jedoch andere paar-spezifische Merkmale durch, von denen zumindest einige offensichtlich durch einen partner-gerichteten Lernaufwand seitens eines oder beider Partner etabliert wurden.

Allerdings hat diese Studie nicht **bewiesen**, dass Duettieren die Paarbindung bei Siamangs stärkt, denn eine direkte Beziehung zwischen der Paarbindungsstärke und der Qualität der Duette wurde nicht gezeigt. Wenn aber Duettieren und Paarbindung zusammenhängen, sollte man erwarten,

eine Korrelation zwischen der Intensität des Duettierens und einem Indikator für die Paarbindungsstärke zu finden. Auch diese Hypothese wurde getestet [27]. Dazu wurden bei 10 Siamang-Gruppen aus verschiedenen Zoos Häufigkeit und Dauer der Duettgesänge sowie drei häufig verwendete Indikatoren für die Stärke der Paarbindung (Häufigkeit der gegenseitigen Körperpflege (Groomen), Verhaltenssynchronisation und Abstand zwischen den Paarpartnern) bestimmt. Es zeigte sich, wie erwartet, dass Duettieren positiv mit Groomen und Verhaltenssynchronisation, aber negativ mit dem Abstand zwischen den Paarpartnern korreliert ist. Diese Ergebnisse legen also eine Verbindung zwischen der Häufigkeit koordinierter Duette von Siamang-Paaren und deren Paarbindung nahe.

Wie oben schon erwähnt bestehen in der Komplexität der Gesangsstruktur und den Regeln, nach denen Gibbonpaare im Duettgesang interagieren, erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Gibbon-Arten. Das Spektrum reicht dabei von den reinen Solo-Gesängen (z. B. bei *Hylobates klossii*), über Arten mit einer relativ einfachen Duettstruktur (z. B. *Nomascus leucogenys*), bis zu den Siamangs mit ihren hoch komplexen stimmlichen Interaktionen. Diese Unterschiede lassen vermuten, dass die Gesänge bei verschiedenen Gibbon-Arten verschiedene Funktionen erfüllen oder dass die Bedeutung der einzelnen Funktionen unterschiedlich gewichtet ist. Funktionelle Interpretationen für eine Gibbon-Art müssen daher nicht zwangsläufig für alle Gibbons zutreffen. Wenn das komplexe Duett des Siamangs, neben anderen Funktionen, die Aufgabe hat, die Paarbindung zu stärken, dann muss dies nicht notwendigerweise auch bei Schopfgibbons (*Nomascus*) oder Gibbons der *Lar*-Gruppe (*Hylobates*) so sein, deren viel einfachere Duettstruktur ein Erlernen der Koordination vielleicht gar nicht erfordert. In der Tat könnte die Paarbindungsstärkung eine hochspezialisierte Funktion der Siamang-Duette sein. Allerdings legt die große Lautstärke dieser Gesänge nahe, dass auch hier andere Funktionen hinzu kommen. Am wahrscheinlichsten zählen dazu die gemeinsame Verteidigung von Ressourcen wie dem Territorium, die Anzeige der Paarbindungsstärke oder (wohlmöglich) die Anlockung von potentiellen Paarungspartnern [24].

Experimentelle Befunde aus der Vogelforschung unterstützen die Vermutung, dass die Gesänge – zumindest dort – bei einigen Arten zum Balzverhalten zählen. Bei Walen scheinen lediglich die Männchen zu singen. Dabei scheint der Gesang weniger eine Funktion in der Werbung um Weibchen zu haben, als vielmehr eine Rolle beim Konkurrenzkampf zwischen den Männchen [64]. Bei allen singenden Primaten (*Indri*, *Tarsius*, *Callicebus*, Hylobatidae, siehe unten) hingegen tragen auch die Weibchen zum Gesang bei, oft sogar genau soviel wie die Männchen. Die experimentellen Daten konnten die Hypothese, dass Gibbon-Gesänge auch eine Werbungs-Funktion haben, bisher nicht unterstützen [54]. Allerdings ist im Freiland bei einer ganzen Reihe von Gibbon-Arten (*H. agilis*, *H. lar*, *H. klossii*, *S. syndactylus*) wiederholt beobachtet worden, dass subadulte Männchen öfter und länger oder früher am Morgen als verpaarte Männchen singen [1, 13, 28, 66, 67, 76, 80, eigene Beobachtungen, TG]. Während verpaarte Siamangs normalerweise keine Sologesänge produzieren, wurde beispielsweise ein subadultes Männchen einer sumatranischen Siamang-Gruppe beobachtet, wie es zweimal Solo-Gesänge im Territorium seiner Elterngruppe abgab, bevor es abwanderte [63].

### 3 Vergleich mit anderen Primaten

#### 3.1 Stammesgeschichtliche Entwicklung des Singens innerhalb der Primaten

Im Gegensatz zu Vögeln ist die Anzahl der „singenden“ Säuger-Arten eher gering. Bei den Primaten beschränkt sich dieses Verhalten sogar auf nur vier Gruppen: Indris (*Indri*), Sulawesi-Koboldmakis (*Tarsius*), Springaffen (*Callicebus*) und die Gibbons (4 Gattungen) [21, 25, 34, 44, 56, 57, 59, 60, 69, 70, 77]. Zu diesen singenden Affen gehören etwa 39 Arten (je nach aktuellem Stand in der Taxonomie). Das umfasst circa 12 % aller Affen-Arten und 10 % der Affen-Gattungen.

Bei allen singenden Primatenarten singen sowohl Männchen wie Weibchen, und bei fast allen treten Duettgesänge auf. Interessanterweise scheint bei allen singenden Arten eine monogame Sozialstruktur vorzuliegen. Auch bei Vögeln kommt das Duettieren im Wesentlichen bei monogamen Arten vor. Die Annahme drängt sich auf, dass die Evolution des Gesanges bei Primaten und des Duettierens im Allgemeinen mit der Evolution der Monogamie in Beziehung stehen.

Da die vier oben erwähnten Gruppen, die Gesänge (und Duette) zeigen, nicht nahe miteinander verwandt sind, ist es hochwahrscheinlich, dass das Singen (und Duettieren) in der Ordnung der Primaten vier Mal unabhängig voneinander entstanden ist, selbst wenn man die Gattung *Homo* ignoriert (Abb. 1).

#### 3.2 Stammesgeschichtliche Entwicklung des Singens innerhalb der Gibbons

Lange, weitreichende und komplexe Gesänge sind bei allen Gibbon-Arten anzutreffen. Wie haben sich aber die Vorfahren der Gibbons angehört? Es ist recht wahrscheinlich, dass die Merkmale des Gesanges, die bei allen heutigen Gibbon-Arten zu finden sind, auch beim letzten gemeinsamen Vorfahren vorhanden waren. Allerdings stellt sich nun die Frage: Was sind diese gemeinsamen Merkmale? Gibbon-Gesänge bestehen typischerweise aus tonalen, also nicht geräuschhaften Strophen, deren Hauptenergie in der Fundamentalfrequenz konzentriert ist. Abhängig von der jeweiligen Art kann diese Fundamentalfrequenz zwischen 0,2 und 5 kHz liegen. Der Gesang des Männchens steigert sich mit zunehmender Dauer des Gesangs von ganz einfach strukturierten zu immer komplexeren Strophen. Das Weibchen hingegen beschränkt sich auf den sehr stereotyp ablaufenden *great call*, der im Höhepunkt von Ästerütteln und Hin- und Herhangeln begleitet werden kann. Bei vielen Arten fügt das Männchen noch eine sogenannte *coda* an den *great call* des Weibchen und kann sich auch am Bewegungs-*display* des Weibchens beteiligen.

Eine vergleichende phylogenetische Studie der Gibbon-Gesänge, die auch Merkmale der sogenannten *loud calls* von anderen Altweltaffen und Menschenaffen berücksichtigt hat, gelangte zu folgenden Schlussfolgerungen zur Evolution der Gibbon-Gesänge [21]: Die heutigen Gibbons sind aus einem einzigen Vorfahren hervorgegangen, d. h. sie sind eine monophyletische Gruppe. Dieser gemeinsame Ahn hat Duett-Gesänge produziert, obwohl nicht alle heutigen Arten duettieren. Die Evolution der Duett-Gesänge entsprach vermutlich weitgehend der „*song-splitting*-Theorie“ [87]. Diese besagt, dass die Duette wahrscheinlich aus einem Gesang evolviert sind, den zunächst beide Ge-

schlechter beherrschten und der erst später in einen männchen- und einen weibchen-spezifischen Teil aufgeteilt wurde. Ein weiterer, als „*duet-splitting*-Theorie“ bezeichneter Prozess scheint dann dazu geführt zu haben, dass aus duettierenden sekundär einige nicht-duettierende Arten (beispielsweise der Silbergibbon (*Hylobates moloch*) oder der Kloss-Gibbon (*H. klossii*)) entstanden, indem sich männliche und weibliche Duettanteile zu zeitlich getrennten Sologesängen entwickelten.

Die *great calls* aller Gibbon-Arten stammen sicherlich von einer gemeinsamen Ausgangsform ab. Sie sind homolog. Dabei ist die Beschleunigung der Abgabe von Lauten im *great call* (und möglicherweise auch das anschließende Langsamer-Werden zum Ende des *great calls*) wahrscheinlich ein ursprüngliches, beim gemeinsamen Vorfahren vorhandenes Merkmal. Es ist anzunehmen, dass der *great call* dieses Ahnen der heutigen Gibbons eine moderate Beschleunigung hatte, ähnlich zum *great calls* des Silbergibbons. Die Verwendung von biphasischen Lauten (d.h. durch alternierende Ex- und Inhalation erzeugte Laute) scheint auch ein primitives Merkmal für beide Geschlechter darzustellen. Biphasische Laute dominieren die Weibchen-*great calls* von *B. hoolock* und *S. syndactylus*, kommen aber gelegentlich auch in den *great calls* von *H. agilis*, *H. lar* und *H. moloch* vor. Außerdem dominieren biphasische Laute den Männchengesang von *B. hoolock*, *H. agilis* und *H. pileatus*, kommen allerdings gelegentlich auch in den Männchenstrophen von *H. lar* und *H. moloch* vor (Abb. 7).

#### 3.3 Vergleich mit den Geschwänzten Altweltaffen und den Großen Menschenaffen

Die Großen Menschenaffen und der Mensch werden üblicherweise als phylogenetische Schwestergruppe der Gibbons betrachtet. Auch in dieser Gruppe äußern einige Mitglieder Vokalisationen, die zumindest teilweise Elementen (z. B. dem *great call*) des Gibbongesangs ähneln, sei es in ihrer vermuteten Funktion oder in ihrer Struktur. Vermutlich werden diese Vokalisationen hauptsächlich zur Regulation des Abstandes zwischen einzelnen Individuen und ganzen Gruppen eingesetzt.

Bei den Orang-Utans (*Pongo* sp.) werden so genannte *long calls* nur von Männchen abgegeben und oft von Haarsträuben und Ästeschteln begleitet. Diese Rufe dauern auf Sumatra bis eine Minute und auf Borneo bis drei Minuten. Die Hauptfrequenz liegt dabei auf Sumatra unter 0,7 kHz und auf Borneo unter 1,3 kHz. Die *long calls* beginnen mit einer Serie von tiefen, relativ leisen, blubbernden Lauten, die sich zu einer langen Serie von regelmäßig aufeinander folgenden und sehr lauten Stöhn- oder Brülllauten steigern, dann aber langsam wieder zu blubbernden Lauten übergehen. Die Anzahl der Laute eines *long calls* steigt auf Sumatra nur selten über 25, kann auf Borneo aber bis zu 50 Laute umfassen. Gurgelnde Inhalations-Laute treten in den Atempausen zwischen den Brülllauten auf [68]. Während in Sumatra zumeist während der Nacht gerufen wird, geben die Tiere auf Borneo diese Laute eher am Tag, bevorzugt zwischen 9.00 und 10.00 Uhr morgens, ab. Die *long calls* sind die einzigen Lautäußerungen von Orang-Utans, die über größere Entfernungen hinweg gehört werden können. Es wird oft vermutet, dass sie zur Einhaltung des Abstandes zwischen den Männchen eingesetzt werden [4, 39, 43, 68, 18, 53, 71].

Bei Gorillas (*Gorilla* sp.) werden Serien von sogenannten *hoots* (Heullauten) am häufigsten von Silberrücken-Männ-

chen abgegeben und von Brusttrommeln, Zerbrechen von Ästen und von Rennen durch das Unterholz beendet. Eine *hoot*-Serie dauert nur wenige Sekunden [73, 16, 17, 38, 71, 3] und die Hauptfrequenz liegt dabei zwischen 1 und 1,8 kHz. Sie besteht typischerweise aus 2 bis 20, in Ausnahmefällen sogar bis 84 Lauten, die am Ende zu einem Brummen verschmelzen können. Oft werden die *hoots* in immer kürzeren Abständen geäußert, bis die Einzellaute im Höhepunkt zu einem blubbernden Triller werden. Am Beginn der *hoot*-Serie sind die Einzellaute leise und tief, steigern sich aber im Verlauf des Rufens in Frequenz und Intensität. Bis jetzt gibt es keine Hinweise auf die Existenz von Inhalations-Lauten in den *hoot*-Serien der Gorillas. Die *hoot*-Serien sind recht laut und „reichen ungefähr eine Meile weit“ [17]. Deshalb wird angenommen, dass sie hauptsächlich zur Kommunikation über große Distanzen zwischen Gruppen eingesetzt werden.

Vom Schimpansen (*Pan troglodytes*) kennt man ebenfalls eine besondere Form stereotyper Rufe, die sogenannten *pant-hoots*. Die *pant-hoots* werden zwar von beiden Geschlechtern und Tieren jeden Alters geäußert, am häufigsten jedoch von adulten Männchen [45, 46, 47, 29, 55, 71]. Die Dauer der *pant-hoots* kann zwischen 2 und 23 Sekunden variieren und die Fundamentalfrequenz liegt zwischen 0,2 und 1 kHz. Es können vier Phasen unterschieden werden: Die Rufe beginnen in der Regel mit einer kurzen Einleitung aus mehreren tonalen Elementen von nur geringer Tonhöhe. Es folgt eine zunehmend lauter werdende „Aufbauphase“ aus kürzeren, biphasischen Lauten (Abb. 7f). Das Tempo kann sich in diesem Teil noch steigern. In der dritten Phase, dem Höhepunkt der Strophe, werden mehrere lange, frequenz-modulierte Schreie ausgestoßen. Der den Höhepunkt enthaltende Abschnitt kommt sehr häufig in den *pant-hoots* von Männchen vor, fehlt aber typischerweise bei den Weibchen. In dieser Phase wird auch die höchste Tonhöhe erreicht. Sie wird zudem oft von einem heftigen Angriffs-*display* begleitet, bei dem das Tier die Haare sträubt, herum rennt, Äste herum schleift oder drischt, Steine oder anderes loses Material wirft, die Hände auf den Boden klatscht, mit den Füßen stampft, gegen Baumstämme schlägt oder tritt (*Trommel-display*), Äste ergreift und vehement hin- und herschwenkt, übertriebene Sprünge vollführt oder durch die Bäume schwingt [29]. *Pant-hoots* enden mit wenig modulierten, tonalen Lauten von tiefer Frequenz, ähnlich denen der „Aufbauphase“.

*Pant-hoots* können in verschiedenen Situationen abgegeben werden. Dazu gehören folgende Kontexte: als Antwort auf andere vokalisierende Individuen, beim Zusammenreffen von Gruppenmitgliedern, als Antwort auf das Erscheinen fremder Artgenossen, bei Erreichen von guten Futterquellen, während Auseinandersetzungen (*agonistic displays*), beim Jagderfolg, und während der Nacht. Sie sind über große Entfernungen hörbar, und ihnen werden mehrere Funktionen zugeschrieben. Die Rufe sollen die Anwesenheit und das Geschlecht eines Tieres anzeigen und so helfen, eine bestimmte Distanz zwischen Individuen oder Gruppen aufrecht zu erhalten oder Individuen und Gruppen wieder zusammen zu führen.

Bei Bonobos (*Pan paniscus*) ist eine offensichtlich homologe Vokalisation unter dem Namen *hooting complex* bekannt und tritt auch in ähnlichen Kontexten wie die *pant-hoots* beim Schimpansen auf [12].

Die Rufe der Großen Menschenaffen haben also zumindest teilweise recht ähnliche Besonderheiten wie die Gibbon-

Gesänge (insbesondere die *great calls* der Weibchen). Zu diesen Merkmalen gehören die große Lautstärke, die hypothetische Funktion in der Langstrecken-Kommunikation in einer oder zwischen Gruppen (alle Arten), Rhythmusbeschleunigung (kommt nur bei Schimpansen und Gorillas, anscheinend aber nicht bei Orang-Utans vor), Rhythmusverlangsamung am Ende (Schimpansen), eine erhöhte Lautstärke im mittleren Abschnitt (anscheinend bei allen Großen Menschenaffen, aber variabel bei den Orang-Utans), biphasische Laute, die aus sich abwechselnden Ex- und Inspirationslauten bestehen (kommen nicht bei Gorillas vor), höhere Frequenzen im Mittelteil der Rufe, Verwendung rein tonaler Laute (am ehesten bei Schimpansen zu finden) und das Einhergehen mit Haaresträuben und einem Bewegungs-*display*, das Aufstampfen, Treten, Ästeschütteln, Schlagen oder Werfen von Vegetation, Springen, Rennen, auf den Brustkorb trommeln oder auf die Erde schlagen.

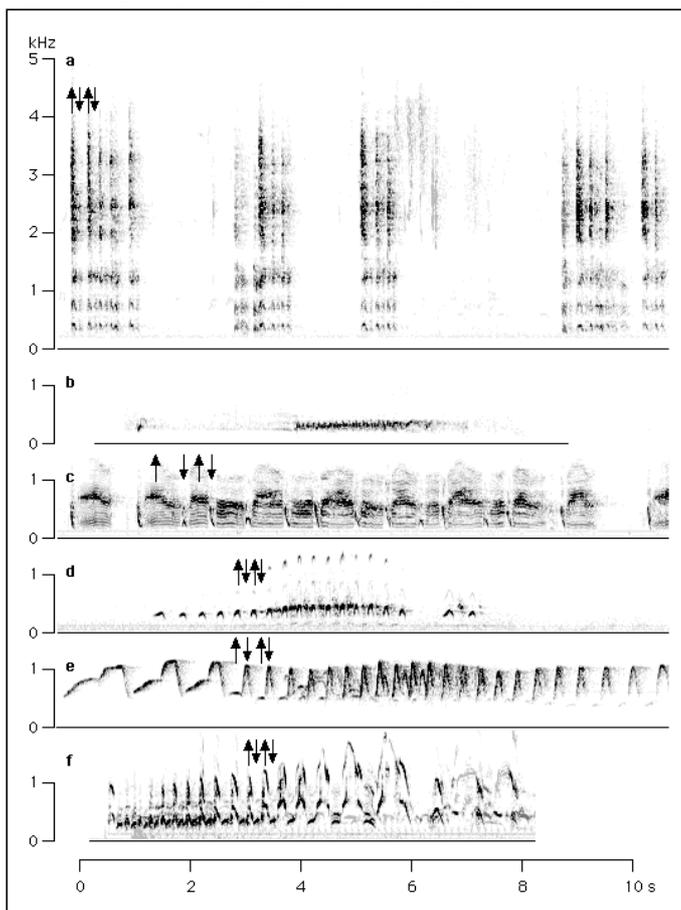
Auch bei vielen Vertretern der Geschwänzten Altweltaffen (Cercopithecoidea) finden sich bestimmte laute, stereotype Vokalisationen, die Elementen der Gibbon-Gesänge (hier insbesondere dem *great call*) in Funktion und bis zu einem gewissen Grad auch in der Struktur ähneln. Bei vielen Arten beschränken sich diese Ähnlichkeiten allerdings auf die Lautstärke und die vermutete Funktion in der Kommunikation zwischen Individuen oder ganzen Gruppen über große Entfernungen [19, 37, 40, 41, 61, 81, 83, 84, 85]. Die anderen oben erwähnten Merkmale sind oft nicht vorhanden. Für viele Arten (wie beispielsweise *Cercocebus* spp. (Mangaben), *Lophocebus* spp. (Schopfmangaben), *Macaca silenus* (Bartaffe), *Papio* spp. (Paviane), *Presbytis potenziani* (Mentawei-Langur), *P. thomasi* (Thomas-Langur), *Simias concolor* (Pageh-Stumpfanse), *Trachypithecus* spp. (Haubenlanguren) wurde das Vorkommen von biphasischen Lauten beschrieben. Bei einigen Arten (*Cercocebus galeritus* (Tana-Mangabe), *Macaca silenus*, *Semnopithecus johnii* (Nilgiri-Langur), *S. entellus* (Hanuman-Langur)) sind die Rufe bemerkenswert rein tonal, bei manchen (*Cercocebus galeritus*, *Semnopithecus johnii*) ist auch die Beschleunigung im Rhythmus vorhanden. Außerdem werden die Rufe oft von ritualisierten Bewegungsabläufen begleitet [7, 37, 41, 74, 79, 81, 83, 85].

Schaut man sich unter den Großen Menschenaffen um, so weisen die *pant-hoots* der Schimpansen die größten Ähnlichkeiten mit den Gibbon-Gesängen auf. Bei den Geschwänzten Altweltaffen sind Ähnlichkeiten zu den *great calls* der Gibbons besonders bei den Nilgiri Languren (*Semnopithecus johnii*) und einigen anderen asiatischen Schlankaffen (z. B. *Presbytis*) festzustellen (Abb. 7). Diese Übereinstimmungen beruhen nicht zwingend auf Homologie. Allerdings ist die Vermutung naheliegend, dass *loud calls* mit biphasischen Lauten, einem beschleunigten Mittel- und einem wieder langsamer werdenden Endteil sehr ursprünglich für die Menschenaffen und vielleicht sogar für alle Altweltaffen sind.

Lange, kontinuierlich vorgetragene Vokalisationen, die wie oben definiert als „Gesänge“ bezeichnet werden könnten, sind jedoch von keiner dieser Arten bekannt. Sowohl der strophenförmige Aufbau der Solo- und Duett-Strophen der Weibchen, als auch die mit zunehmender Dauer immer komplexer werdenden Strophen der Männchen scheinen gemeinsam hergeleitete Merkmale der Gibbons zu sein, die bei Geschwänzten Altweltaffen und Großen Menschenaffen nicht beobachtet wurden. Außerdem werden die *loud*

*calls* der meisten oben beschriebenen Altwelt- und Menschenaffen weitgehend von Männchen geäußert, die *great calls* der Gibbons aber, die offensichtlich die meisten strukturellen Ähnlichkeiten zu ihnen aufweisen, sind weibchen-spezifische Vokalisationen. Das Auftreten dieser Rufe bei Weibchen ist dabei wahrscheinlich zumindest teilweise mit dem monogamen Paarungssystem der Gibbons verknüpft (siehe oben). Zudem wird die Kluft zwischen männlichen und weiblichen *loud calls* teilweise durch die Beobachtung geschlossen, dass Schimpansen-Weibchen genauso *pant-hoots* abgeben können, und dass Schopfgibbon-Männchen (manchmal auch Männchen anderer Gibbon-Arten) in ihrer Jugend typischerweise ausschließlich *great call*-ähnliche Strophen produzieren (eigene Beobachtung). Darüber hinaus können sich an gegen Nachbargruppen gerichtete *loud calls* von männlichen Mentawai-Languren (*Presbytis potentziani*) manchmal drei bis vier laute, tonale Rufe des Weibchens anschließen und so ein einfaches Duett bilden [81]. Die allermeisten Affenarten geben zur Verteidigung ihres Territoriums oder als Alarmruf spezifische und zumindest in Teilen stereotype *loud calls* ab. Es liegt nahe anzunehmen, dass die sich abwechselnden Ex- und Inspirationslaute in den *loud calls* nicht nur den ursprünglichen Zustand bei den Altwelt- und Menschenaffen darstellen, sondern ei-

**Abb. 7: Das Auftreten biphasischer Laute in *loud calls* (oder Ausschnitten von *loud calls*) von Geschwänzten Altweltaffen (a-d) und Menschenaffen (e-f).** Einige vermutete Exhalations- und Inhalationslaute sind durch Aufwärts- respektive Abwärtspeile gekennzeichnet. Bei Sonagramm (b) sind keine Pfeile eingezeichnet, weil in diesem Beispiel Ex- und Inhalationslaute sehr schnell aufeinander folgen. a. Südliche Grünmeerkatze, *Chlorocebus pygerythrus* (zwei Individuen, Südafrika; [71]); b. Grauwangen-Mangabe, *Lophocebus albigena* (adultes Männchen, Gabun, [3]); c. Schwarzer Stummelaffe, *Colobus satanas* (Gabun; [71]), d. Nilgiri-Langur, *Semnopithecus johnii* (India; rec.: [40]); e. Hulock, *Bunopithecus hoolock* (adultes Weibchen und juveniles Männchen, Kunming Zoo, China); f. Schimpanse, *Pan troglodytes* (Gambia; [71]).



ner viel größeren taxonomischen Gruppe, vielleicht sogar allen Primaten gemein sind. Obwohl die verfügbaren Resultate nicht ganz schlüssig sind, sollte darauf hingewiesen werden, dass biphasische Vokalisationen scheinbar auch bei einigen Neuweltaffen (*Alouatta*, *Callicebus*) und Feuchtnasenaffen (*Propithecus*, *Avahi*) vorkommen (eigene Beobachtung, TG)

#### 4 Verbindung zur menschlichen Musik?

Wahrscheinlich ist Musik eine der ältesten und universellsten Formen menschlicher Kommunikation. Gesang ist eine der auffälligsten Eigenschaften der meisten Stile populärer Musik, und die menschliche Stimme wurde schon oft als das älteste Instrument in der Musik bezeichnet [14].

Wie oben schon beschrieben wurde, scheint das Gesangsverhalten in der Evolution der Primaten mehrmals unabhängig voneinander entstanden zu sein. Sowohl der Kontext, in dem Singen bei nicht-menschlichen Primaten vorkommt, als auch der Aufbau der Gesänge zeigt Ähnlichkeiten zu den Territorial- oder Alarmrufen der nicht-singenden Arten. Dieser Umstand legt nahe, dass das Singen bei den Primaten jedesmal aus *loud calls* hervorgegangen sein dürfte, die zur Revierverteidigung oder als Alarmruf eingesetzt wurden. Daher macht es Sinn, anzunehmen, dass dasselbe auch für das menschliche Gesangsverhalten zutrifft und dass die *loud calls* der frühen Hominiden die Ausgangsform darstellen, aus der sich Gesang und letztlich Musik entwickelt haben.

Alle Arten von Musik sind fast immer mit Emotionen verbunden und hinterlassen beim Zuhörer genauso wie beim Ausführenden einen starken Eindruck, der dazu führt, dass sie den Takt mitklatschen oder Körperteile im Rhythmus schütteln oder sich zum Rhythmus bewegen (genauer: tanzen). Oft erscheint Tanzen untrennbar mit Musik verbunden [14]. Da Musik auf fast alle Menschen einen überwältigenden, zuweilen hypnotischen Effekt ausübt, kann angenommen werden, dass es sich hierbei um ein recht ursprüngliches Merkmal handelt, das eine starke erbliche Komponente beinhaltet. Außerdem ist eine offensichtliche Ähnlichkeit zu den ritualisierten Bewegungen (Trommeln, Aufstampfen, Ästeschütteln) bei den *loud calls* vieler Altweltaffen nicht von der Hand zu weisen und unterstützt die Behauptung, dass sich Musik aus *loud calls* entwickelt hat. Es ist verlockend anzunehmen, dass die frühesten Gesänge der Hominiden viele Merkmale mit den *loud calls* der heutigen Altweltaffen und insbesondere den Menschenaffen gemeinsam hatten, Merkmale wie große Lautstärke zur Kommunikation über weite Strecken, rein tonale Laute, Verwendung von stereotypen Strophen, Vorkommen von biphasischen Lauten, Beschleunigung in der Laut-Abfolge und möglicherweise Verlangsamung gegen Ende der Strophe, ein Bewegungs-*display* und eine starke erbliche Komponente.

Nach der Aufspaltung zwischen den frühen Menschen und den afrikanischen Menschenaffen von einem gemeinsamen Vorfahren haben sich einige Merkmale menschlicher Musik entwickelt, für die keine Entsprechungen in den *loud calls* anderer moderner Primaten zu finden sind. Die auffälligsten dieser Merkmale sind ein gleichbleibender Rhythmus (*beat*), die Verminderung der ererbten stereotypen Anteile der Musik zugunsten einer größeren Bedeutung

von erlernten Strophen und Abfolgeregeln und die Möglichkeit, spontan neue Lautmuster (Improvisation) und Konventionen (genaue Wiederholungen der improvisierten Teile) zu erfinden.

Allgemein gültige Regeln sind in der menschlichen Musik nur schwer auszumachen. Eine solche Regel scheint jedoch der gleichmäßige, betonte Takt zu sein [2, 58]. Obwohl einige wenige Primaten in der Lage sind, kurze, einsilbige Laute für einige Sekunden mit relativ gleichmäßiger Geschwindigkeit auszustößen, z. B. einige Galagos (Galagonidae, Zimmermann, pers. Mitteilung), Mausmakis (*Microcebus*) und einige Gibbons (eigene Beobachtung, TG), scheinen nicht-menschliche Primaten – im Gegensatz zu Menschen – nicht in der Lage zu sein während ihrer Gesänge einen gleichbleibenden Rhythmus zu halten. Dieses Merkmal scheint sich also erst relativ spät in der Hominidenevolution entwickelt zu haben.

Welchen Vorteil bringt es, einen gleichbleibenden Takt in den Gesang aufzunehmen? Der Takt könnte es großen Gruppenverbänden, die an einem Gesang teilnehmen, erleichtern, diesen zu koordinieren. Ein wohl organisierter Gesang ist möglicherweise viel beeindruckender als eine Kakophonie aus vielen Einzelstimmen und könnte andere Gruppen eher davon abhalten, gut organisierte Gruppen zu bedrohen oder anzugreifen. Zudem könnte ein gleichbleibender Takt es erleichtern, den Zusammenhalt (und damit auch die Stärke) einer Gruppe anhand ihrer Gruppen-Darbietung abzuschätzen.

Die wesentliche Aussage dieses Artikels ist, dass die *loud calls* der heutigen Menschenaffen und die Musik des modernen Menschen ursprünglich von einer gemeinsamen Form von *loud call* abstammen. Wenn diese Interpretation stimmt, dann könnte die Musik der frühen Hominiden ähnliche Funktionen wie die *loud calls* der Menschenaffen gehabt haben. Es wird angenommen, dass die *loud calls* eine ganze Palette an Funktionen erfüllen, darunter die Revierverteidigung, Einschüchtern und Fernhalten anderer Gruppen, Bekanntgabe des Aufenthaltsortes von bestimmten Individuen und Futterquellen oder Warnen vor Gefahren und Stärken des Gruppenzusammenhaltes. Die am weitesten verbreitete (wenn auch nicht universelle) Funktion der *loud calls* – und auch die wahrscheinlichste Funktion der Musik früher Hominiden – ist die Einigkeit einer sozialen Gruppe gegenüber anderen zu demonstrieren und vielleicht auch zu verstärken. Bei Menschen ist diese Funktion auch heutzutage noch augenfällig, wenn sich Gruppen, die sich aus politischen, religiösen, altersbedingten oder anderen Gründen bilden, über ihre Musik definieren. Nationalhymnen, Marschmusik, „Schlachtgesänge“ von Fans, die ihre Mannschaften damit unterstützen oder die verschiedenen Subkulturen in der Musikszene mögen hier als Beispiele für dieses Phänomen dienen, dessen Ursprünge bis zu den Wurzeln der menschlichen Evolution zurückreichen könnten.

#### Dank

Einige der hier verwendeten Tonaufnahmen wurden freundlicherweise von Dr. G. Hohmann und Dr. R. R. Tenaza zur Verfügung gestellt.

#### Literatur

[1] Aldrich-Blake, F. P. G., u. Chivers, D. J. (1973). On the genesis of a group of siamang. *American Journal of Physical Anthropology*, 38, 631–636.  
 [2] Arom, S. (2000). Prolegomena to biomusicology. In N. L. Wallin, B. Merker and S. Brown (Eds.), *The origins of music*, (pp. 27–29). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.

[3] Bouchain, C., u. Gautier, J.-P. (1995). *Le monde des singes / Primate world Vol. 2*. Compact disk. Mens: Sitelle.  
 [4] Brandes, R. (1931). Über den Kehlkopf des Orang-Utan in verschiedenen Altersstadien mit besonderer Berücksichtigung der Kehlsackfrage. *Morphologisches Jahrbuch*, 69, 1–61, + 3 plates.  
 [5] Brockelman, W. Y. (1984). Social behaviour of gibbons: Introduction. In H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman and N. Creel (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 285–290). Edinburgh: Edinburgh University Press.  
 [6] Brockelman, W. Y., u. Srikosamatara, S. (1984). Maintenance and evolution of social structure in gibbons. In H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman and N. Creel (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 298–323). Edinburgh: Edinburgh University Press.  
 [7] Byrne, R. W. (1981). Uses of long-range calls during ranging by Guinea baboons. In A. B. Chiarelli and R. S. Corruccini (Eds.), *Primate behavior and sociobiology* (pp. 104–109). Berlin & New York: Springer Verlag.  
 [8] Canavez, F.C., Moreira, M.A.M., Ladasky, J.J., Pissinatti, A., Parham, P., u. Seuánez, H.N. (1999). Molecular phylogeny of New World primates (Platyrrhini) based on  $\beta 2$ -microglobulin DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12, 74–82.  
 [9] Chivers, D. J. (1976). Communication within and between family groups of siamang (*Symphalangus syndactylus*). *Behaviour*, 57, 116–135.  
 [10] Cowlshaw, G. (1992). Song function in gibbons. *Behaviour*, 121, 131–153.  
 [11] Creel, N., u. Preuschoft, H. (1984). Systematics of the lesser apes: A quantitative taxonomic analysis of craniometric and other variables. In H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman and N. Creel (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 562–613). Edinburgh: Edinburgh University Press.  
 [12] de Waal, F. B. M. (1988). The communicative repertoire of captive bonobos (*Pan paniscus*), compared to that of chimpanzees. *Behaviour*, 106, 183–251.  
 [13] Ellefson, J. O. (1974). A natural history of white-handed gibbons in the Malayan Peninsula. In D. M. Rumbaugh (Ed.), *Gibbon and siamang*, vol. 3 (pp. 1–136). Basel and New York: Karger.  
 [14] Ewens, G. (1995). *Die Klänge Afrikas. Zeitgenössische Musik von Kairo bis Kapstadt* (T. Brückner, Trans.). München: Marino Verlag. (Englische Originalausgabe veröffentlicht 1991).  
 [15] Farabaugh, S. M. (1982). The ecological and social significance of duetting. In D. E. Kroodsma, E. H. Miller and H. Ouellet (Eds.), *Acoustic communication in birds* (pp. 85–124). New York and London: Academic Press.  
 [16] Fossey, D. (1972). Vocalizations of the mountain gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). *Animal Behavior*, 20, 36–53.  
 [17] Fossey, D. (1983). *Gorillas in the mist*. Boston: Houghton Mifflin Company.  
 [18] Galdikas, B. M. F. (1983). The orangutan long call and snag crashing at Tanjung Puting Reserve. *Primates*, 24, 371–384.  
 [19] Gautier, J.-P. (1988). Interspecific affinities among guenons as deduced from vocalizations. In A. Gautier-Hion, F. Bourlière, J.-P. Gautier, and J. Kingdon (Eds.), *A primate radiation: Evolutionary biology of the African guenons* (pp. 194–226). Cambridge: Cambridge University Press.  
 [20] Geissmann, T. (1984). Inheritance of song parameters in the gibbon song, analyzed in 2 hybrid gibbons (*Hylobates pileatus* x *H. lar*). *Folia Primatologica*, 42, 216–235.  
 [21] Geissmann, T. (1993). Evolution of communication in gibbons (Hylobatidae). Ph.D. thesis, Anthropological Institute, Philosoph. Faculty II, Zürich University.  
 [22] Geissmann, T. (1994). Systematik der Gibbons. *Zeitschrift des Kölner Zoo*, 37, 65–77.  
 [23] Geissmann, T. (1995). Gibbon systematics and species identification. *International Zoo News*, 42, 467–501.  
 [24] Geissmann, T. (1999). Duet songs of the siamang, *Hylobates syndactylus*: II. Testing the pair-bonding hypothesis during a partner exchange. *Behaviour* 136, 1005–1039.  
 [25] Geissmann, T. (2000). Duet songs of the siamang, *Hylobates syndactylus*: I. Structure and organisation. *Primate Report* 56, 33–60.  
 [26] Geissmann, T. (in press). Taxonomy and evolution of gibbons. *Evolutionary Anthropology* (Supplement).  
 [27] Geissmann, T. and Orgeldinger, M. (2000). The relationship between duet songs and pair bonds in siamangs, *Hylobates syndactylus*. *Animal Behaviour* 60, 805–809.  
 [28] Gittins, S. P. (1978). Hark! The beautiful song of the gibbon. *New Scientist*, 80, 832–834.  
 [29] Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe. Patterns of behavior*. Cambridge, Massachusetts, and London: The Bellknap Press of University Press.  
 [30] Goustard, M. (1985). Structure acoustique et fonctions des vocalisations territoriales, chez le Gibbon à mains blanches (*Hylobates lar*), observé dans son habitat naturel, en Thaïlande. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris*, 13e série 7, 265–279.  
 [31] Groves, C. P. (1993). Order Primates. In D. E. Wilson and D. M. Reeder (Eds.), *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*, 2nd. ed. (pp. 243–277). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.  
 [32] Haimoff, E. H. (1983). *Gibbon songs: An acoustical, organizational, and behavioural analysis*. Ph.D. diss., University of Cambridge.

- [33] Haimoff, E. H. (1984). Acoustic and organizational features of gibbon songs. In H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman and N. Creel (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 333–353). Edinburgh: Edinburgh University Press.
- [34] Haimoff, E. H. (1986). Convergence in the duetting of monogamous Old World primates. *Journal of Human Evolution*, 15, 51–59.
- [35] Haimoff, E. H., Chivers, D. J., Gittins, S. P., u. Whitten, A. J. (1982). A phylogeny of gibbons based on morphological and behavioural characters. *Folia Primatologica*, 39, 213–237.
- [36] Haimoff, E. H., Gittins, S. P., Whitten, A. J., u. Chivers, D. J. (1984). A phylogeny and classification of gibbons based on morphology and ethology. In H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman and N. Creel (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 614–632). Edinburgh: Edinburgh University Press.
- [37] Herzog, M. O., u. Hohmann, G. M. (1984). Male loud calls in *Macaca silenus* and *Presbytis johnii*. A comparison. *Folia Primatologica*, 43, 189–197.
- [38] Hess, J. (1988). Berggorillalaute. Akustische Erinnerungen an die Berggorillas der Familie 5 (audio cassette). Fuchsmattstr. 27, CH – 4107 Ettingen: HM Produktion.
- [39] Hofer, H. (1972). Über den Gesang des Orang-Utan. *Der Zoologische Garten (N.F.)*, 41, 299–302.
- [40] Hohmann, G. M., u. Herzog, M. O. (1984). Vocal communication in lion-tailed macaques (*Macaca silenus*). *Folia Primatologica*, 4, 148–178.
- [41] Horwich, R. H. (1976). The whooping display in Nilgiri langurs: An example of daily fluctuations superimposed on a general trend. *Primates*, 17, 419–431.
- [42] Kleiman, D. G. (1977). Monogamy in mammals. *Quarterly Review of Biology*, 52, 39–69.
- [43] MacKinnon, J. (1974). The behaviour and ecology of wild orang-utan (*Pongo pygmaeus*). *Animal Behavior*, 22, 3–74.
- [44] MacKinnon, J., u. MacKinnon, K. (1980). The behavior of wild spectral tarsiers. *International Journal of Primatology*, 1, 361–379.
- [45] Marler, P. (1969). Vocalizations of wild chimpanzees. An introduction. In C. R. Carpenter (Ed.), *Proceedings of the Second International Congress of Primatology*, Atlanta, GA 1968. vol. 1: Behavior (pp. 94–100). Basel and New York: Karger.
- [46] Marler, P., u. Hobbett, L. (1975). Individuality in a long-range vocalization of wild chimpanzees. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 38, 97–109.
- [47] Marler, P., u. Tenaza, R. (1977). Signaling behavior of apes with special reference to vocalization. In T. A. Sebeok (Ed.), *How animals communicate* (pp. 965–1033). Bloomington and London: Indiana University Press.
- [48] Marshall, J. T., u. Marshall, E. R. (1976). Gibbons and their territorial songs. *Science*, 193, 235–237.
- [49] Marshall, J. T., u. Marshall, E. R. (1978). The gibbons (phonograph disc). J.W. Hardy and C.K. Hardy (Eds.) 1615 NW 14th Ave., Gainesville, FL 32605, USA: ARA-Records.
- [50] Marshall, J. T., u. Sugardjito, J. (1986). Gibbon systematics. In D. R. Swindler and J. Erwin (Eds.), *Comparative primate biology*, vol. 1: Systematics, evolution, and anatomy (pp. 137–185). New York: Alan R. Liss.
- [51] Marshall, J. T., Sugardjito, J., u. Markaya, M. (1984). Gibbons of the lar group: Relationships based on voice. In H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman and N. Creel (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 533–541). Edinburgh: Edinburgh University Press.
- [52] Mitani, J. C. (1985a). Gibbon song duets and intergroup spacing. *Behaviour*, 92, 59–96.
- [53] Mitani, J. C. (1985b). Sexual selection and adult male orangutan long calls. *Animal Behavior*, 33, 272–283.
- [54] Mitani, J. C. (1988). Male gibbon (*Hylobates agilis*) singing behavior: Natural history, song variations and function. *Ethology*, 79, 177–194.
- [55] Mitani, J. C., Hasegawa, T., Gros-Louis, J., Marler, P., u. Byrne, R. (1992). Dialects in wild chimpanzees? *American Journal of Primatology*, 27, 233–243.
- [56] Müller, A. (1994). Duettieren beim Springaffen (*Callicebus cupreus*). Diplomarbeit, Anthropologisches Institut, Universität Zürich–Irchel.
- [57] Müller, A. (1995). Duetting in the titi monkey *Callicebus cupreus*. *Neotropical Primates*, 3(1), 18–19.
- [58] Neill, B. (2000). An ethnomusicologist contemplates universals in musical sound and musical culture. In N. L. Wallin, B. Merker and S. Brown (Eds.), *The origins of music*, (pp. 463–472). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- [59] Niemitz, C., Nietsch, A., Warter, S., u. Rumpler, Y. (1991). *Tarsius dianae*: A new primate species from Central Sulawesi (Indonesia). *Folia Primatologica*, 56, 105–116.
- [60] Nietsch, A., u. Kopp, M.-L. (1998). Role of vocalization in species differentiation of Sulawesi Tarsiers. *Folia Primatologica*, 69 (Supplement 1), 371–378.
- [61] Oates, J. F., u. Trocco, T. F. (1983). Taxonomy and phylogeny of black-and-white colobus monkeys. Inferences from an analysis of loud call variation. *Folia Primatologica*, 40, 83–113.
- [62] Owen, R. (1868). *On the anatomy of vertebrates*, vol. 3: Mammals. London: Longmans, Green and Co.
- [63] Palombit, R. A. (1992). Pair bonds and monogamy in wild siamang (*Hylobates syndactylus*) and white-handed gibbon (*Hylobates lar*) in northern Sumatra. Ph.D. thesis, University of California, Davis.
- [64] Payne, K. (2000). The progressively changing songs of humpback whales: A window on the creative process in a wild animal. In N. L. Wallin, B. Merker and S. Brown (Eds.), *The origins of music*, (pp. 135–150). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- [65] Purvis, A. (1995). A composite estimate of primate phylogeny. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 348, 405–421.
- [66] Raemaekers, J. J., u. Raemaekers, P. M. (1984). Vocal interactions between two male gibbons, *Hylobates lar*. *Natural History Bulletin of the Siam Society*, 32, 95–106.
- [67] Raemaekers, J. J., Raemaekers, P. M., u. Haimoff, E. H. (1984). Loud calls of the gibbon (*Hylobates lar*): Repertoire, organization and context. *Behaviour*, 91, 146–189.
- [68] Rijksen, H. D. (1978). A field study on Sumatran orang utans (*Pongo pygmaeus abelii* Lesson 1827). Ecology, behaviour and conservation. Mededelingen Landbouwhogeschool, Wageningen 78 (2) Wageningen: Veenman & Zonen.
- [69] Robinson, J. G. (1979). An analysis of the organization of vocal communication in the titi monkey, *Callicebus moloch*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 49, 381–405.
- [70] Robinson, J. G. (1981). Vocal regulation of inter- and intragroup spacing during boundary encounters in the titi monkey, *Callicebus moloch*. *Primates*, 22, 161–172.
- [71] Roché, J. C. (1994). *Le Monde des singes / Primate World Vol. 1*. Compact disk. Mens: Sitelle.
- [72] Roos, C., and Geissmann, T. (in press). Molecular phylogeny of the major hylobatid divisions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- [73] Schaller, G. B. (1963). *The mountain gorilla. Ecology and behavior*. Chicago: University of Chicago Press.
- [74] Steenbeek, R., u. Assink, P. (1998). Individual differences in long-distance calls of male wild Thomas langurs (*Presbytis thomasi*). *Folia Primatologica*, 69, 77–80.
- [75] Tembrock, G. (1977). *Tierstimmenforschung. Eine Einführung in die Bioakustik*. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.
- [76] Tenaza, R. R. (1976). Songs, choruses and countersinging among Kloss' gibbons (*Hylobates klossi*) in Siberut island, Indonesia. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 40, 37–52.
- [77] Thalmann, U., Geissmann, T., Simona, A., u. Mutschler, T. (1993). The indris of Anjanaharibe-Sud, northeastern Madagascar. *International Journal of Primatology*, 14, 357–381.
- [78] Thorpe, W. H. (1961). *Bird-song. The biology of vocal communication and expression in birds*. Cambridge monographs in experimental biology No. 12. Cambridge: University Press.
- [79] Tilson, R. L. (1977). Social organization of Simakobu monkeys (*Nasalis concolor*) in Siberut island, Indonesia. *Journal of Mammalogy*, 5, 202–212.
- [80] Tilson, R. L. (1981). Family formation strategies of Kloss' gibbons. *Folia Primatologica*, 35, 259–287.
- [81] Tilson, R. L. u. Tenaza, R. R. (1976). Monogamy and duetting in an Old World monkey. *Nature*, 263, 320–321.
- [82] van Gulik, R. H. (1967). *The gibbon in China. An essay in Chinese animal lore*. Leiden: E.J. Brill.
- [83] Vogel, C. (1973). Acoustical communication among free-ranging common Indian langurs (*Presbytis entellus*) in two different habitats of North India. *American Journal of Anthropology*, 38, 469–480.
- [84] Waser, P. M. (1977). Individual recognition, intragroup cohesion and intergroup spacing: Evidence from sound playback to forest monkeys. *Behaviour*, 60, 28–74.
- [85] Waser, P. M. (1982). The evolution of male loud calls among mangabeys and baboons. In S. T. Snowdon, C. H. Brown and M. R. Petersen (Eds.), *Primate communication* (pp. 117–143). Cambridge: Cambridge University Press.
- [86] Wickler, W. (1980). Vocal duetting and the pairbond. – I. Coyness and partner commitment. A hypothesis. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 52, 201–209.
- [87] Wickler, W. u. Seibt, U. (1982). Song splitting in the evolution of duetting. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 59, 127–140.
- [88] Ziegler, P. u. Knobloch, J. (1968). Vergleichende und experimentelle Untersuchungen zur Lautgebung der Hylobatini. Staatsexamensarbeit, Zoologisches Institut, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Humboldt-Universität, Berlin.

**Anschrift der Verfasser:**

Thomas Geissmann und Robert Dallmann, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-30559 Hannover  
Website: www.gibbons.de