

Der Männchengesang beim Silbergibbon (*Hylobates moloch*)

Vorgelegt von

Sylke Eyring

2000

Hausarbeit im Rahmen der ersten Staatsprüfung
für das Lehramt an Gymnasien

Institut für Zoologie
Tierärztliche Hochschule Hannover

Der Männchengesang beim Silbergibbon *(Hylobates moloch)*

Vorgelegt von
Sylke Eyring
im Januar 2000

Hausarbeit im Rahmen der ersten Staatsprüfung
für das Lehramt an Gymnasien
Institut für Zoologie
Tierärztliche Hochschule Hannover

Betreuer: Dr. Thomas Geissmann
1. Gutachterin: Prof. Dr. Elke Zimmermann

Titelfoto: Silbergibbon-Männchen in Howletts Zoo Park, England

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	1
Die Gibbons	1
Der Silbergibbon (<i>Hylobates moloch</i>).....	3
Fragestellung der Arbeit	4
Material und Methoden.....	7
Tonaufnahmen.....	7
Technische Hilfsmittel	9
Akustische Begriffe und Definitionen.....	9
Statistische Auswertung.....	10
Ergebnisse	12
Die Lauttypen.....	12
Die Häufigkeit der Lauttypen innerhalb des Gesangs.....	21
Interstrophen-Intervall bei <i>H. moloch</i>	25
Gesangsmotivation.....	27
Der Strophenaufbau in der Hauptgesangsphase.....	29
Gesang eines subadulten Männchens.....	34
Diskussion	36
Vergleich mit Studien zum Männchengesang anderer Gibbonarten.....	37
Gesang subadulten Männchen	39
Funktion des Männchengesangs.....	39
Zusammenfassung.....	41
Danksagung	43
Literatur	44
Anhänge	47
Anhang A.....	47
Anhang B.....	56
Anhang C.....	60
Anhang D.....	68
Anhang E.....	75
Anhang F.....	80

Einleitung

Die Gibbons

Die Gibbons (Hylobatidae) sind, mit Ausnahme des Menschen, die arten- und erfolgreichste Radiation innerhalb der Hominoidea. Sie lassen sich in vier systematische Großgruppen einteilen, die meist als Untergattungen geführt werden. Zwölf Gibbonarten lassen sich unterscheiden (Geissmann, 1995).

Tabelle 1. Systematik der Gibbons (nach Geissmann, 1995).

Subgenus	deutscher Name der Großgruppe	diploider Chromosomensatz	Art	deutscher Name der Art
<i>Hylobates</i>	Lar-Gruppe	44	<i>H. agilis</i>	Schwarzhandgibbon
			<i>H. lar</i>	Weißhandgibbon
			<i>H. moloch</i>	Silbergibbon
			<i>H. muelleri</i>	Borneo-gibbon
			<i>H. pileatus</i>	Kappengibbon
			<i>H. klossii</i>	Kloss-gibbon
<i>Bunopithecus</i>	Hulock	38	<i>H. hoolock</i>	Hulock
<i>Nomascus</i>	Concolor-Gruppe oder Schopfgibbons	52	<i>H. concolor</i>	Westlicher Schwarzer Schopfgibbon
			<i>H. sp. cf. nasutus</i>	Östlicher Schwarzer Schopfgibbon
			<i>H. gabriellae</i>	Gelbwangen-Schopfgibbon
			<i>H. leucogenys</i>	Weißwangen-Schopfgibbon
<i>Symphalangus</i>	Siamang	50	<i>H. syndactylus</i>	Siamang

Die Gibbons sind die kleinsten aller Menschenaffen. Aufgrund ihres Körpergewichtes kann man die Gibbons in drei Gruppen teilen: 5 - 7 kg (Lar-Gruppe), 7-10 kg (Hulock und Concolor- Gruppe), 10-12 kg (Siamang). Sie zeigen wenig Geschlechtsdimorphismus in ihrer Körpergröße (Geissmann, 1983). In Relation zur Körpergröße haben Gibbons die längsten Vorderextremitäten aller rezenten Primaten, und auch die Beine sind stark verlängert. Die Phalangen von Händen und Füßen sind lang und gekrümmt (Fleagle, 1999). Diese anatomischen Besonderheiten stehen in Zusammenhang mit der extrem spezialisierten arborealen Lokomotionsform der Gibbons, die man als Brachiation oder Schwinghangeln bezeichnet.

Gibbons kommen ausschließlich in den Regenwäldern Südostasiens (Abbildung 1) vor (Chivers, 1977; Groves, 1972; Marshall und Sugardjito, 1986). Der Siamang ist die einzige Art, die über ihr gesamtes Verbreitungsgebiet sympatrisch mit anderen Gibbonarten (*H. agilis*

und *H. lar*) vorkommt. Der Größenunterschied zwischen den sympatrischen Arten liefert wahrscheinlich die Grundlage für das sympatrische Vorkommen (Palombit, 1997).

Gibbons leben im oberen und mittleren Kronendach des Regenwaldes. Sie sind bevorzugt frugivor, ernähren sich jedoch, abhängig von Art, Lebensraum und Jahreszeit, auch von jungen Blättern und Invertebraten wie Termiten und Spinnen (Leighton, 1987).

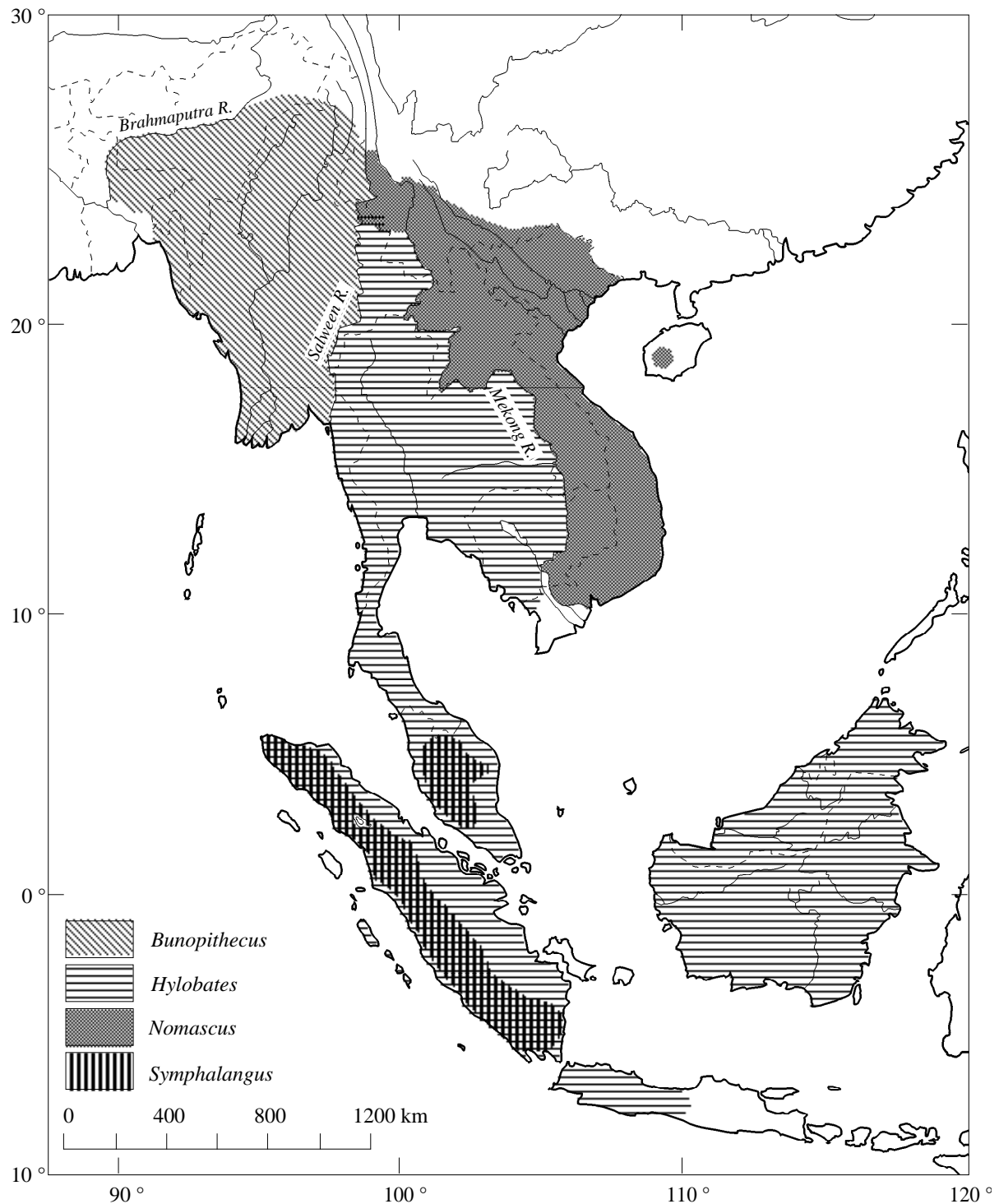


Abbildung 1. Verbreitung Subgenera in Südostasien (aus Geissmann, 1995).

Gibbons leben in kleinen monogamen Familienverbänden von zwei bis sechs Tieren, bestehend aus je einem adulten Paar sowie dessen noch nicht geschlechtsreifen Nachkommen. Diese Familiengruppen sind stark territorial, wobei die Größe des beanspruchten Gebietes sich nach der Art, Größe und Kampfstärke des Familienverbandes und den Nahrungsmittelressourcen richtet (Brockelmann & Srikosamatra, 1984; Chivers, 1984; Leighton, 1987).

Als eine weitere Spezialisierung der Gibbons sind ihre Territorialgesänge zu nennen, welche art- und geschlechtsspezifische Merkmale aufweisen (Geissmann, 1993, 1995; Haimoff, 1984; Marshall & Marshall, 1976). Die Gesänge sind lang, laut und komplex. Sie werden bevorzugt in den frühen Morgenstunden ausgestoßen. Bei den meisten Gibbonarten können das Männchen und das Weibchen eines Paares ihre Gesangsbeiträge zu Duettgesängen kombinieren, die nach strengen Regeln ablaufen.

Artspezifische Gesangsmerkmale sind nicht erlernt sondern scheinen, wie anhand von Hybridgibbons gezeigt wurde, angeboren (Geissmann, 1993). Bei vielen Arten produzieren verpaarte Männchen daneben auch regelmäßig Sologesänge. Ungewöhnlich verhalten sich in dieser Hinsicht *H. klossii* und *H. moloch*. Bei diesen beiden Arten sind keine Duettgesänge bekannt. Dafür produzieren aber sowohl Weibchen wie Männchen Sologesänge und zeigen zudem in der Tageszeit, zu der die Gesänge geäußert werden, geschlechtsspezifische Präferenzen (Geissmann, 1995, in prep.; Geissmann & Nijman, 1999, in press). Den Gibbongesängen wurden bis heute vielerlei Funktionen zugeordnet, wobei allerdings die Verteidigung von Ressourcen, Territorium, Partner sowie Partnersuche und die Festigung von Familien- und Paarbindungen die größte Rollen spielen dürften (Geissmann, 1993, 1995, 1999; Haimoff, 1984; Leighton, 1987).

In den letzten Jahren haben die Gibbongesänge in der Systematik sowohl zur Artidentifizierung, als auch zur Rekonstruktion phylogenetischer Zusammenhänge große Bedeutung erlangt (Creel & Preuschoft, 1984; Geissmann, 1993, 2000; Haimoff, 1983; Haimoff *et al.*, 1984).

Der Silbergibbon (*Hylobates moloch*)

Der Silbergibbon (*H. moloch*), auch als Java-Gibbon bezeichnet, gehört zur *Lar*-Gruppe (Subgenus *Hylobates*). Früher wurde *H. moloch* auch als Unterart von *H. lar* betrachtet (Kappeler, 1981), unterscheidet sich aber von *H. lar* in Aussehen und Gesangsverhalten (Geissmann, 1995). Ähnlichkeiten in der Fellfärbung zeigt allerdings *H. muelleri abbotti*. Daher wurden in früheren Arbeiten oftmals Zoogibbons aufgrund ihrer Färbung fälschlicherweise als *H. moloch* identifiziert. So beschreibt zum Beispiel Haimoff in seiner Doktorarbeit 1983 ein duettierendes Silbergibbonpaar, bei welchem das Männchen nachweislich ein *H. muelleri abbotti* war (Geissmann, pers. Mit.).

Die Fellfärbung des Silbergibbons ist grau bis hellgrau-braun. Der Scheitelbereich (*cap*) und die Brustregion (manchmal auch die gesamte Ventralseite) können bei adulten Tieren

dunkelgrau bis schwarz sein. Die dunklen Areale scheinen bei Weibchen häufiger aufzutreten als bei Männchen. Sie fehlen den Jungtieren meist völlig. Die Brauen sowie der hervorstehende Kinnbart sind meist weiß gefärbt (Geissmann, 1993; Marshall & Sugardijto, 1986; eigene Beobachtungen).

Silbergibbons ernähren sich hauptsächlich von Früchten, jungen Blättern und Blattknospen sowie Blüten und deren Knospen, die sie in den Baumkronen des Regenwaldes pflücken. Gelegentlich fressen sie aber auch Insekten (Kappeler, 1984b).

Wie bereits erwähnt, duettieren die Silbergibbons nicht. Dafür sind aber Männchen- und Weibchensoli bekannt. Während Silbergibbonweibchen nahezu jeden Tag singen, vokalisieren die Männchen weitaus seltener (Geissmann & Nijman, 1999).

Das Vorkommen des Silbergibbons (*H. moloch*) ist auf Java (Indonesien) beschränkt. Während die Art ursprünglich wohl über die gesamte Insel verbreitet war, findet man sie heute nur noch in wenigen Reliktwäldern der westlichen Hälfte Javas (Abbildung 2). Die Zahl der Silbergibbons wird auf weniger als 5000 Tiere geschätzt (MacKinnon, 1987) und ist von der International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN) mit dem Status "*critically endangered*" belegt worden (IUCN, 1996), mit dem die am stärksten bedrohten Arten gekennzeichnet werden. Noch 1977 wurde die Zahl der freilebenden Silbergibbons auf 20 000 Tiere geschätzt, Chivers, 1977). Begründet liegt der starke Rückgang von *H. moloch* mit den stark steigenden Bevölkerungszahlen auf Java und der dadurch vermehrten Nutzung des Landes für Landwirtschaft und Straßenbau. In den meisten Gebieten Javas wurde die ursprüngliche Vegetation zerstört und somit den Silbergibbons die Lebensgrundlage entzogen (Kappeler, 1984 a).

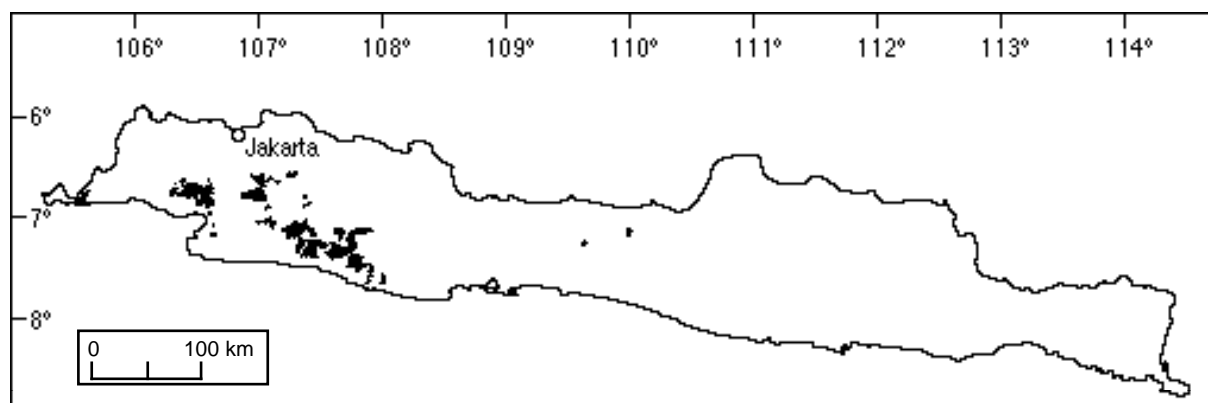


Abbildung 2. Verbreitung des Silbergibbons auf Java. Schwarze Flecken bezeichnen Waldstücke mit Gibbon-Populationen (nach Kappeler, 1984, ergänzt).

Fragestellung der Arbeit

Obwohl es bereits eine Vielzahl von Studien gibt, die den Gesangsaufbau und die Variabilität von Gibbongesängen sowie die interspezifischen Unterschiede beschreiben (z.B. Geissmann, 1993; Haimoff, 1984; Marshall & Sugardijto, 1986), wurden die Vokalisationen

der Silbergibbons bislang nur von Dallmann (1999) und Kappeler (1981, 1984c) detailliert beschrieben. In beiden Arbeiten werden nahezu ausschließlich die gesanglichen Lautäußerungen der Weibchen, insbesondere der *great calls* von *H. moloch* untersucht.

Über den Männchengesang von *H. moloch* ist bis heute so gut wie nichts bekannt. Dies liegt sicher zum Teil daran, daß es bis heute kaum Tonaufnahmen von Männchen dieser Gibbonart gibt. Desweiteren nahm man lange Zeit an, daß bei den Silbergibbons lediglich das Weibchen gesangliche Aktivitäten zeigt. Noch 1986 heißt es bei Marshall & Sugardjito: "*The mated territorial male does not sing [...]*." Und auch Kappeler hat in den 130 Beobachtungstagen in Kalejetan, kein einziges der verpaarten Männchen singen gehört. "*The only male song bout heard was by an unmated individual on the border between two territories.*" (Kappeler, 1984c). Daher bezeichnet Kappeler das adulte Weibchen als Familienrepräsentant ("*representative of the family*").

Neuere Untersuchungen in Linggo Asri (Zentraljava) haben allerdings gezeigt, daß Silbergibbon-Männchen, wenn auch selten, Sologesänge produzieren. Diese werden bevorzugt vor dem Morgengrauen geäußert und enden, wenn die Weibchen beginnen ihre Soli zu singen (Geissmann & Nijmann, 1999, in press). Eine ähnliche Verteilung der Gesangsaktivität wird auch bei *H. klossii* beschrieben. Allerdings singen Kloss-Gibbonmännchen fast täglich (Whitten, 1984) und damit wesentlich häufiger als Silbergibbonmännchen. Sologesänge der Männchen von *H. moloch* dauern meist wesentlich länger als die der Weibchen. Während die Weibchensoli normalerweise weniger als 15 Minuten andauern, kann ein Männchensolo mehr als eine Stunde in Anspruch nehmen.

In der hier vorliegenden Arbeit habe ich nun den Männchengesang von *H. moloch* anhand der mir zur Verfügung stehenden Aufnahmen untersucht. Ziel ist es, eine sonographische und quantitative Analyse männlicher Silbergibbonsoli zu erstellen. Dies führt mich zu folgender Einteilung meiner Arbeit:

1. Zunächst drängt sich die Frage auf, wie sich das Gesangsrepertoire männlicher Silbergibbons zusammensetzt und ob die Tiere anhand der Lauttypen individuell unterscheidbar sind. Bereits Kappeler hat versucht, die Laute des von ihm gehörten Männchengesangs von *H. moloch* in Lautklassen einzuteilen (Kappeler, 1984c). Dabei unterscheidet er drei Klassen von Lauten:

1. *wa*-Laute:

wa-Laute sind von variabler Länge und ähneln den *wa*-Lauten, die von adulten Weibchen in den *introductory* und *organizing sequencences* ihrer Gesänge benutzt werden.

2. *wa-oo-wa*-Laute:

Die Frequenz dieser Laute steigt auf ein Maximum an und fällt im Anschluß wieder bis auf die Anfangsfrequenz. Die Laute sind extrem variabel aber normalerweise nur von kurzer Dauer.

3. *wa-oo*-Laute:

Bei diesen Lauten kann das *oo* am Ende von unterschiedlicher Länge sein. Diesen Lauttyp bezeichnet Kappeler als charakteristischen Männchenlaut, der nie von Weibchen benutzt wird.

Zudem erwähnt Geissmann (1993, 1995) bi-phasische Laute, die durch die gelegentliche Verwendung von Inspirationslauten zustande kommen.

Bis heute gibt es aber keine detaillierteren Untersuchungen zum Lautrepertoire der Männchen von *H. moloch*. Es ist daher notwendig, eine Einteilung der vom Männchen vokalisiert Laute zu finden, die auf alle Individuen von *H. moloch* zutrifft. Individuelle Eigenheiten sollten aufgrund unterschiedlicher Präferenzen für bestimmte Lauttypen zu erkennen sein.

2. Es existieren keinerlei Arbeiten über die sequentielle Organisation der Laute innerhalb des Gesangs. Daher sollen im Folgenden Regeln für den Gesangsaufbau gefunden werden. Einheiten wie Strophen oder andere zusammenhängende Lautstrukturen wurden in der Literatur für den Männchengesang bei *H. moloch* bisher nicht beschrieben. Es soll daher in dieser Arbeit untersucht werden, nach welchen Regeln Männchen ihren Gesang aufbauen. Dabei sollen auch eventuell auftretende individuelle Unterschiede der einzelnen Tiere herausgearbeitet werden.

3. Aufnahmen subadulter Männchen zeigen, daß bereits sie gesanglich aktiv sind. Für den Gesang von subadulten Männchen anderer Gibbonarten gilt scheinbar, daß sie anstatt des typischen Männchengesangs verkürzte Weibchen-*great-calls* produzieren (Geissmann, 1993). Erst mit der Geschlechtsreife wechselt ihr Gesang zu typischen Männchenstrophen. Dies ist auch für die subadulten Männchen von *H. moloch* zu erwarten.

4. Weibchen singen nahezu täglich im Morgengrauen. Ihre *great calls* sind individuell so verschieden, daß man Tiere daran individuell unterscheiden kann (Dallmann, 1999). Im Gegensatz dazu singen die Männchen etwa achtmal seltener (Geissmann & Nijmann, 1999, in press). Zudem liegt ihre bevorzugte Gesangszeit in den Stunden vor dem Morgengrauen. Welche Funktionen können aber nun einem so selten geäußerten Gesang zugeordnet werden? Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung sollten Anhaltspunkte liefern, um die bisher für Gibbongesänge vorgeschlagenen Funktionen für den Männchengesang des Silbergibbons neu zu diskutieren.

Material und Methoden

Tonaufnahmen

Die von mir verwendeten Tonaufnahmen stammen aus dem Zoo von Jakarta, Indonesien, aus Howletts Zoo Park in England und aus dem Zoo Hellabrunn in München. Die wenigen Freilandaufzeichnungen singender Silbergibbon-Männchen stammen von zwei verschiedenen Lokalitäten auf Java (Abbildung 3). Sie wurden 1976 (Kappeler) und 1998 (Geissmann) aufgenommen.

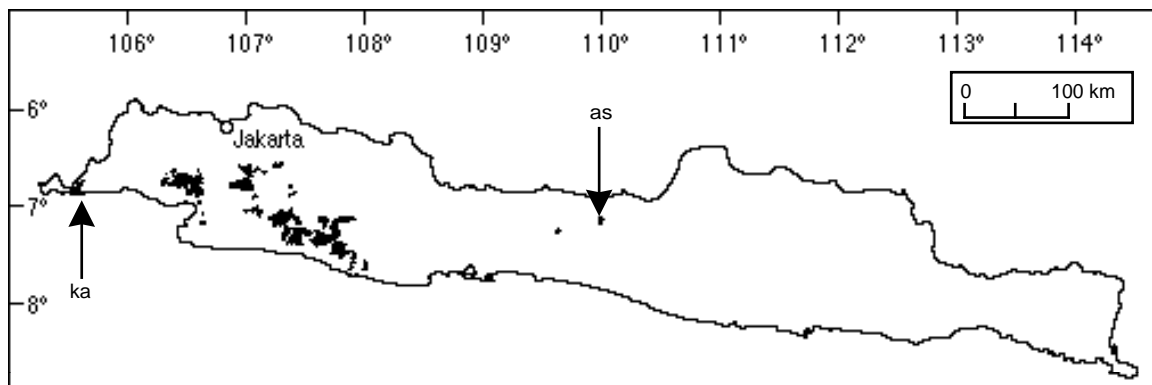


Abbildung 3. Karte von Java. Pfeile markieren die Lokalitäten von denen die Tonaufnahmen stammen. (nach Kappeler, 1984, ergänzt). Abkürzungen: as = Linggo Asri, ka = Kalejatan.

Zehn Aufnahmen wurden von mir digitalisiert und vermessen. Sie sind in Tabelle zwei mit Kurzbezeichnungen versehen. Aufgrund der schlechten Tonqualität wurde nur die von Kappeler aufgezeichnete Freilandaufnahme sonographiert. Bei den Aufnahmen aus Linggo Asri waren die aufgenommenen Silbergibbons zu weit entfernt. Unvollständig aufgenommene Gesänge wurden getrennt von den vollständigen ausgewertet. Gesänge, in denen das Männchen seinen Gesang abortiert hat, wurden aufgrund der meist kurzen Dauer nicht quantitativ ausgewertet. Ebenso wurde die Aufnahme vom 16. Juli 1987 aus München von mir nicht qualitativ ausgewertet, da hier das Männchen trotz des singenden Weibchens seinen Gesang mit vielen Pausen fortsetzt. Aufgrund der vielen, zum Teil längeren Gesangsunterbrüche scheint es sich hierbei nicht um einen typischen Männchengesang zu handeln. Ähnlich verhält es sich mit den beiden Aufnahmen aus Howletts Zoo Park. Bei der ersten Aufnahme vom 16. Oktober 1988 aus Howletts Zoo Park handelt es sich um einen Schreigesang, der durch ein Playback ausgelöst wurde. Auch hier beteiligen sich Männchen und Weibchen. Bei der zweiten Aufnahme singt das Männchen nur sehr verhalten und wird zudem von den ebenfalls singenden Siamangs überdeckt. Bei der zweiten Aufnahme vom 18. Juni 1995 singt ein subadultes männliches Jungtier. Auch bei diesen Aufnahmen handelt es sich um nicht typische Männchengesänge.

Der Gesang des subadulten Männchens sowie alle Gesänge, die in Tabelle 2 nicht mit einer Kurzbezeichnung versehen sind, wurden für diese Studie sonographiert aber nicht vermessen.

In Tabelle 2 sind alle mir zur Verfügung stehenden Tonaufnahmen nach Lokalität geordnet aufgeführt. Ist ein Gesang abortiert, so hat meist das Weibchen angefangen zu singen und dadurch das Männchen seinen Gesang abgebrochen, bevor es zu einer eigentlichen Strophenbildung im Gesang kam. Ist eine Aufnahme als unvollständig gekennzeichnet, so hat die aufnehmende Person nur einen Ausschnitt des gesamten Gesangs aufgenommen. Zumeist fehlt der Anfang und / oder das Ende.

Tabelle 2. Liste der mir zu Verfügung stehenden Tonaufnahmen sortiert nach Lokalität. Es ist jeweils angegeben, ob es sich bei der Aufnahme um eine vollständige Gesangsaufzeichnung handelt. Großbuchstaben kennzeichnen Aufnahmen desselben Tieres, Zahlen Aufnahmen verschiedener Tiere eines Zoos. abort. = abortiert.

Lokalität	Datum der Aufnahme	Kurzbezeichnung der Aufnahme	aufgenommen von	Aufnahme vollständig
Zoo Hellabrunn, München	16.Juli 1987		T. Geissmann	ja
	17.Juli 1987		T. Geissmann	Gesang abort.
	21.Juni 1988	München A	T. Geissmann	ja
	17.Okt. 1991	München B	T. Geissmann	ja
	28.April 1995	München C	T. Geissmann	ja
	28.April 1995		T. Geissmann	ja
Howletts Zoo Park, England	16.Okt. 1988		T. Geissmann	ja
	16.Okt. 1988		T. Geissmann	ja
	17.Okt. 1988	Howletts 1	T. Geissmann	ja
	18.Juni 1995	Howletts 2	T. Geissmann	Gesang abort.
	18.Juni 1995	"subadult"	T. Geissmann	ja
	14.Feb. 1998		E. Thetford	nein
	22.Feb. 1998		E. Thetford	nein
28.Aug. 1999	Howletts 3	S. Eyring	ja	
Jakarta Zoo, Java, Indonesien	8.Juni 1978	Jakarta A	M. Kappeler	nein
	7.Juni 1978	Jakarta B	M. Kappeler	nein
Linggo Asri, Zentral java, Indonesien	28.Sept. 1998		T. Geissmann	ja
	29.Sept. 1998		T. Geissmann	ja
	3.Okt. 1998		T. Geissmann	ja
Kalejetan, Ujung- Kulon Nationalpark, Westjava, Indonesien	25.Aug.1978	Kalejetan	M. Kappeler	nein

Technische Hilfsmittel

Die Tonaufnahmen von Kappeler wurden mit Hilfe eines Uher Report 4200 Spulentonbandgerätes und eines Nivico IVC Richtmikrophons aufgezeichnet. Die Aufnahmegeschwindigkeit betrug 19 cm/s.

Geissmann hingegen hat einen Sony TC-D5M Kassettenrecorder und ein Sennheiser ME80 (+K3U) Richtmikrophon benutzt. Diese Aufnahmen erfolgten auf TDK SA90, TDK SA-X90, Maxell XLII-S sowie BASF 90 Chromdioxid Super II Audiokassetten.

Für meine eigenen Aufzeichnungen standen mir ein Sony WM-D6C Walkman und ein Sennheiser ME67 Richtmikrophon zur Verfügung. Ich habe Sony SA90 Audiocassetten benutzt.

Die Aufnahmen wurden mit Hilfe eines Sony TC-D5M auf einen Power Macintosh 6400/200 digitalisiert. Dabei wurde das Programm Canary (Cornell Laboratory of Ornithology), Version 1.2.4 verwendet. Alle Bänder wurden mit einer *sampling rate* von 11 kHz und einer *sample size* von 16 bit digitalisiert. Zum Sonographieren wurde ebenfalls das Programm Canary in der Version 1.2.4 benutzt. Die Sonogramme wurden mit Hilfe der *Fast-Fourier-Transformation* (FFT) erstellt. Aus Tabelle 3 sind die von mir benutzten Parameter aufgelistet (Charif et al., 1995).

Tabelle 3. Liste der zur Erstellung von Sonogrammen mit Canary 1.2.4 benutzten Parameter (Spectrogram Options).

Parameter	eingestellter Wert
<i>Filter Bandwidth</i>	43.71 Hz
<i>Frame Length</i>	1024 <i>Points</i>
<i>Time</i>	256 <i>Points</i>
<i>Overlap</i>	75 %
<i>Frequency</i>	5.383 Hz
<i>FFT Size</i>	2048 <i>Points</i>
<i>Window Function</i>	<i>Hamming</i>
<i>Clipping Level</i>	- 80 dB
<i>Display Style</i>	<i>Smooth</i>
<i>Amplitude</i>	<i>Logarithmic</i>

Akustische Begriffe und Definitionen

Obwohl bereits einige Arbeiten über die Gibbongesänge existieren, sind die Ausdrücke, welche akustische Phänomene beschreiben, nicht einheitlich definiert. In der vorliegenden Studie werden folgende Definitionen verwendet:

Einzellaut: Ein Einzellaut ist jeder einzelne, ununterbrochene Laut jeglicher Frequenzmodulation, welcher durch Inhalation oder Exhalation entsteht (Haimoff, 1983). Im folgenden verwende ich Laut als Synonym für Einzellaut.

Strophe: Größere, lockere Ansammlung von Lauten sind Strophen. Sie werden durch ein fest definiertes Interstrophen-Intervall von anderen Vokalisationen getrennt. Die verschiedenen Bestandteile einer Strophe können auch einzeln oder in anderer Reihenfolge geäußert werden. Das Intra Strophen-Intervall ist immer kleiner als das Interstrophen-Intervall.

Gesang: Ein Gesang ist die Gesamtheit aller Strophen, die ein Tier in Folge ohne längere Unterbrechungen vokalisiert. Zwei Gesänge werden als getrennt betrachtet, wenn zwischen zwei Strophen ein arbiträr definiertes Intervall von mehr als zehn Minuten liegt (Haimoff, 1983).

Fünf Zeit- und Frequenzvariablen wurden an den Sonagrammen unter Verwendung der Software Canary 1.2.4 bestimmt. Diese Variablen sind in Tabelle 4 definiert und in Abbildung 4 schematisch dargestellt. Die Frequenzvariablen wurden an der Grundfrequenz der Laute ermittelt. Sie war bei den untersuchten Lautäußerungen auch die dominante Frequenz.

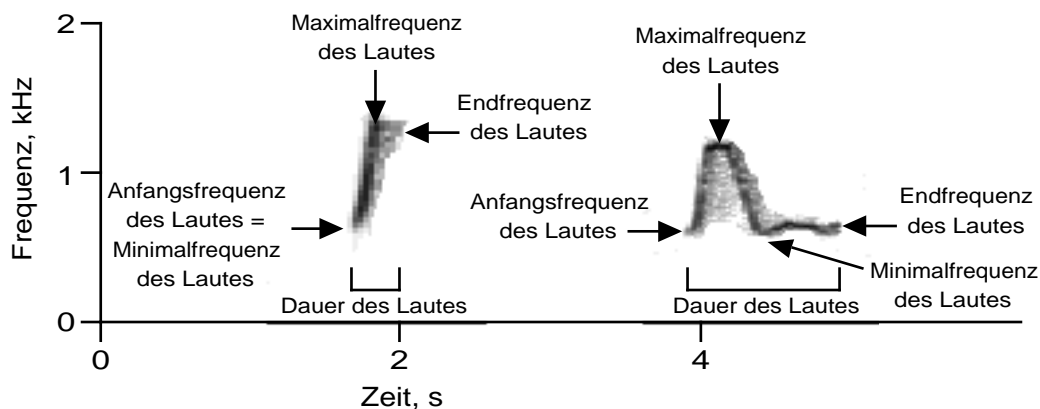


Abbildung 4. Schematische Darstellung der Lautvermessung an zwei Beispielen.

Tabelle 4. Definitionen der gemessenen Lautparameter

Nr.	Name	Einheit	Definition
1	Anfangsfrequenz des Lautes	kHz	Frequenz zu Beginn des Lautes
2	Maximalfrequenz des Lautes	kHz	Stelle des Lautes mit der höchsten Frequenz
3	Minimalfrequenz des Lautes	kHz	Stelle des Lautes mit der niedrigsten Frequenz
4	Endfrequenz des Lautes	kHz	Frequenz am Schluß des Lautes
5	Dauer des Lautes	s	Zeitintervall von Beginn bis Ende des Lautes

Statistische Auswertung

Mittelwerte und Mediane wurden von mir mit Hilfe der dafür in Microsoft Excel 8.0 vorhandenen Funktion ermittelt. Für alle statistischen Verfahren wurde eine Signifikanzschwelle von $\alpha = 0,05$ nicht verwendet. Diese und weitere Signifikanzniveaus sind in Tabelle 5

definiert. Statistische Tests wurden mit Hilfe des Statistikprogrammes StatView 5.0 durchgeführt.

Tabelle 5. Definition der verwendeten Signifikanzschwellen

Signifikanzniveau	Irrtumswahrscheinlichkeit
signifikant	$p < 0.05$
hochsignifikant	$p < 0.01$
höchstsignifikant	$p < 0.001$

Für den Vergleich zweier nicht normalverteilten Variablen habe ich die Kendall Rang-Korrelation verwendet. Bei diesem Verfahren wird der Korrelationskoeffizient Tau ermittelt. Dazu müssen die Daten zumindest als Rangdaten vorliegen. Tau kann Werte von -1 bis $+1$ annehmen. Der Korrelationkoeffizient gibt an, wie eng die Beziehung zwischen zwei Variablen ist, nicht aber, wie wahrscheinlich die gefundene Güte der Beziehung auf bloßem Zufall beruht. Daher wurde der Korrelationkoeffizient also noch auf Signifikanz geprüft (Siegel & Castellan, 1988).

Ergebnisse

Die Lauttypen

Aufgrund des Frequenzverlaufs lassen sich sowohl beim Anhören der Gesänge als auch anhand der Sonagramme verschiedene Lauttypen unterscheiden. Aufgrund der Variabilität der Laute liesse sich wohl eine nahezu beliebig grosse Zahl an Lautvarianten unterscheiden. Durch ihre Produktionsweise lassen sich grundsätzlich die Expirationslaute von den Inspirationslauten unterscheiden, das heisst, Laute die beim Ausatmen resp. beim Einatmen erzeugt werden. Diese zwei Lautklassen können nicht fließend ineinander übergehen. Die bei der Expiration produzierten Laute machen bei weitem den Hauptanteil des Gesangsrepertoires aus.

Auch innerhalb der Expirationslaute kann man eine grosse Zahl von Lautvarianten erkennen. Zwischen allen Varianten scheinen Zwischenformen zu existieren, so dass eine Variante fließend in eine andere übergeführt werden kann. Die hier vorgeschlagene Unterscheidung in Lauttypen ist daher arbiträr.

Grob werden hier drei Gruppen von Expirations-Lauten unterschieden: *wa*-Laute, Chevron-Laute und variable Laute.

wa-Laute

Angelehnt an Kappeler (1984c) kann man die erste Klasse als *wa*-Laute bezeichnen. Hierzu zählen jene Laute, die in ihrem zeitlichen Verlauf stetig in ihrer Frequenz ansteigen. Maximalfrequenz und Endfrequenz fallen meistens zusammen. Nur am Lautende kann die Frequenz nochmals kurz abfallen. Der Frequenzabfall beträgt aber weniger als die Hälfte des vorangegangenen Frequenzanstiegs. Anfangsfrequenz und Minimalfrequenz fallen bei den *wa*-Lauten immer zusammen. Die Anfangsfrequenz des Lautes ist nicht größer als 0,70 kHz. *Wa*-Laute sind sehr variabel in ihrer Endfrequenz und werden deshalb von mir nochmals in vier Lauttypen unterteilt (Abbildungen 5 - 8), die ich im Folgenden als Lauttypen A, B, C und D bezeichne.

Lauttyp A (Abbildung 5) umfasst *wa*-Laute mit relativ geringer Frequenzmodulation. Die Anfangsfrequenz liegt bei etwa 0,7 kHz oder darunter, die Maximalfrequenz bei etwa 1 kHz oder darunter.

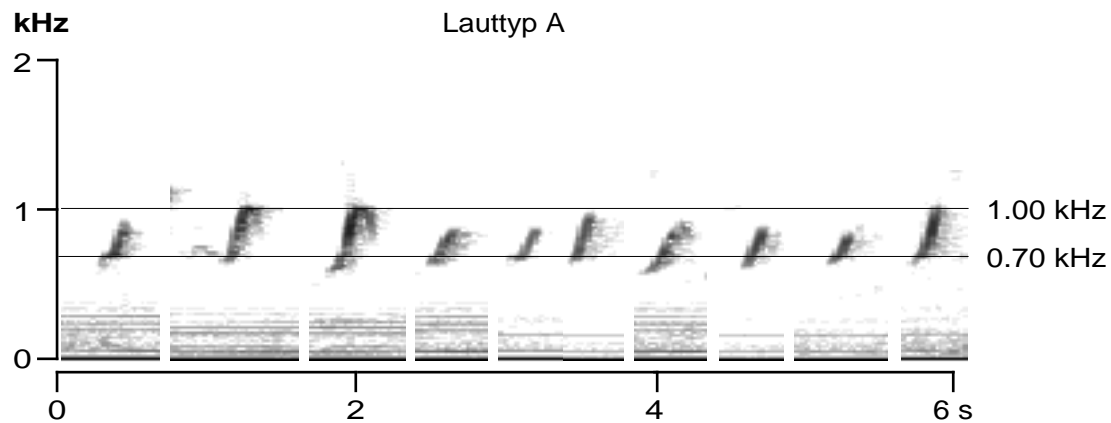


Abbildung 5. Beispiele für Lauttyp A.

Lauttyp B (Abbildung 6) umfasst wa-Laute mit grösserer Frequenzmodulation. Die Anfangsfrequenz liegt bei etwa 0,7 kHz oder darunter, die Maximalfrequenz liegt deutlich über 1 kHz und kann bis etwa 1,3 kHz ansteigen.

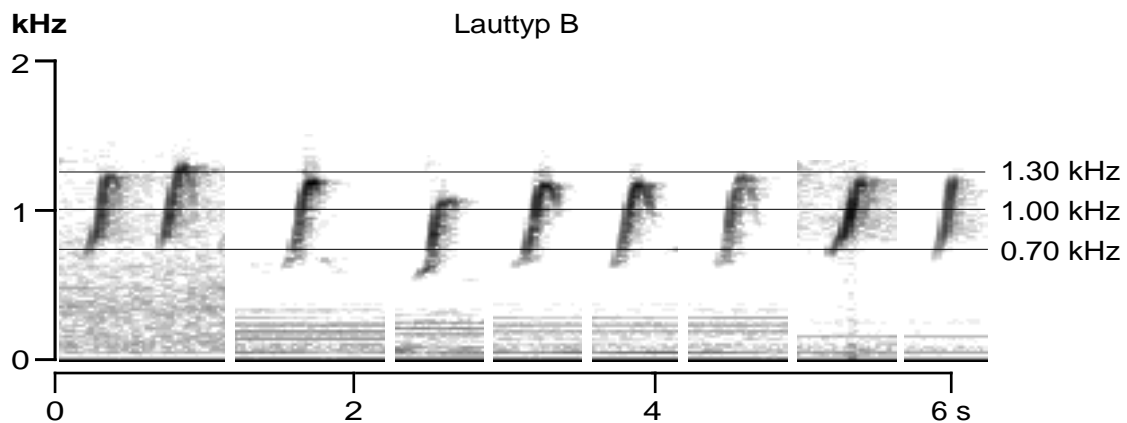


Abbildung 6. Beispiele für Lauttyp B.

Lauttyp C (Abbildung 7) umfasst wa-Laute mit der grössten Frequenzmodulation. Die Anfangsfrequenz liegt bei etwa 0,7 kHz oder darunter, die Maximalfrequenz liegt über 1,3 kHz und kann bis etwa 1,6 kHz ansteigen.

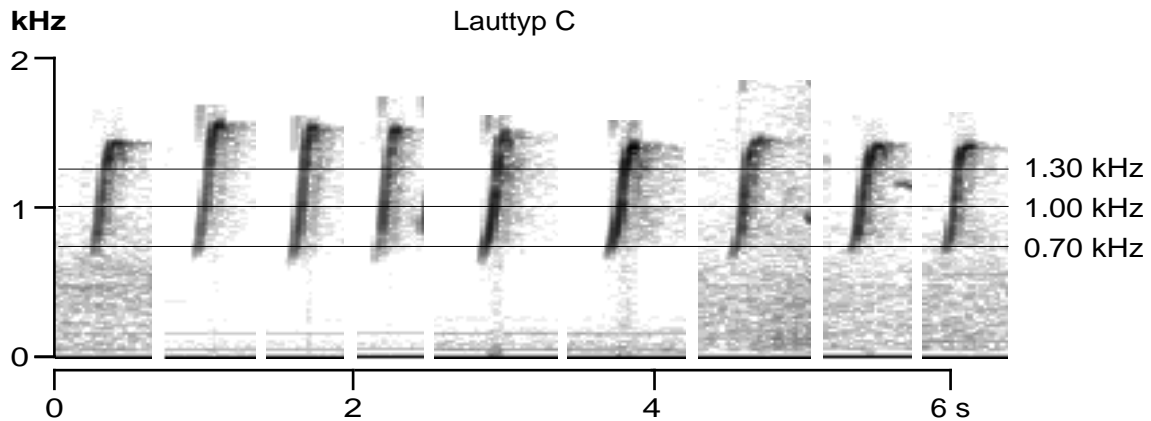


Abbildung 7. Beispiele für Louttyp C.

Louttyp D (Abbildung 8) umfasst *wa*-Laute mit besonders hoher Anfangsfrequenz. Diese liegt über 0,7 kHz, die Maximalfrequenz ist variabel und kann bis etwa 1,4 kHz ansteigen.

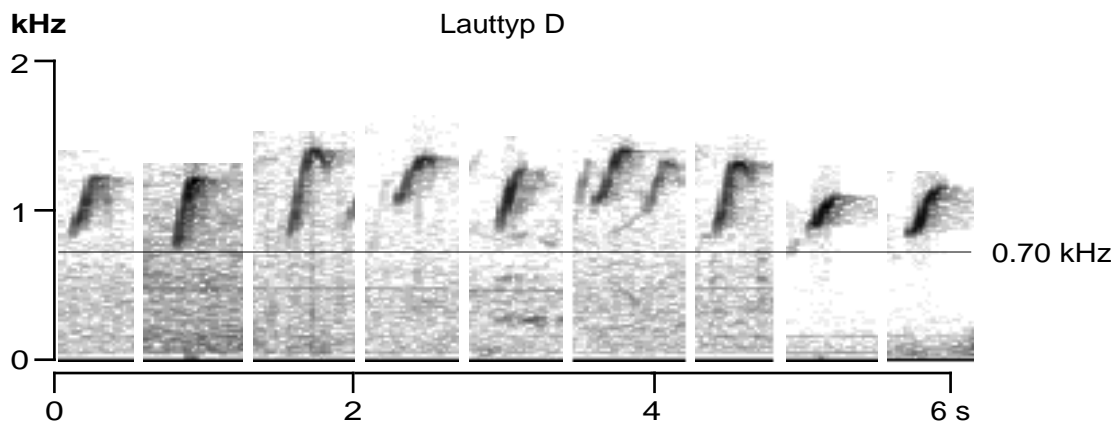


Abbildung 8. Beispiele für Louttyp D.

Die Unterschiede zwischen den Louttypen A, B, C und D liegen also hauptsächlich in der Differenz zwischen Maximal- und Minimalfrequenz begründet. Dabei zeigt Louttyp A die kleinste Frequenzdifferenz, Louttyp C die größte. Im Unterschied dazu beginnen die Laute des Typs D erst oberhalb einer Frequenz von 0,7 kHz.

Die Frequenzen der *wa*-Laute zu Lautbeginn und -ende sowie im Maximum und Minimum unterliegen Schwankungen. In Tabelle 6 sind neben dem Median auch die Extremwerte für die Parameter Anfangsfrequenz, Endfrequenz, maximale Frequenz, minimale Frequenz und die Dauer des Lautes angegeben. Diese geben den größten bzw. kleinsten gemessenen Wert aller berücksichtigten Individuen wieder. Die Anzahl der Tiere ist für jeden Louttyp angegeben, ebenso die Anzahl der Laute, die insgesamt vermessen wurden. Da nicht alle männlichen Silbergibbons alle Louttypen während ihrer Gesänge produzieren, konnten nicht für jeden Louttyp gleichviele Tiere ausgewertet werden. Für diese Zusammenstellung

wurde versucht, von jedem Individuum drei Laute jedes Lauttyps zu vermessen. Die individuellen Messwerte sind im Anhang A zusammengestellt.

Tabelle 6. Dauer, Anfangsfrequenz, Endfrequenz, minimale und maximale Frequenz der Lauttypen verschiedener Gesänge. "N Individuen" gibt die Anzahl der berücksichtigten Individuen, "N Laute" gesamt die insgesamt vermessenen Laute an; "Min. Wert" gibt den kleinsten, "Max. Wert" den größten aller Einzelwerte an.

	Lauttyp			
	A	B	C	D
N Individuen	5	5	4	4
N Laute gesamt	15	15	12	12
Dauer in s				
Median	0,251	0,307	0,306	0,231
Min. Wert	0,151	0,222	0,276	0,142
Max. Wert	0,410	0,386	0,485	0,374
Anfangsfrequenz in kHz				
Median	0,648	0,645	0,665	0,750
Min. Wert	0,551	0,539	0,537	0,714
Max. Wert	0,700	0,700	0,700	0,866
Endfrequenz in kHz				
Median	0,883	1,179	1,308	1,019
Min. Wert	0,777	1,010	1,070	0,824
Max. Wert	0,960	1,258	1,514	1,336
Minimale Frequenz in kHz				
Median	0,648	0,645	0,665	0,749
Min. Wert	0,551	0,539	0,537	0,714
Max. Wert	0,700	0,700	0,700	0,866
Maximale Frequenz in kHz				
Median	0,883	1,202	1,345	1,079
Min. Wert	0,784	1,010	1,301	0,875
Max. Wert	0,991	1,026	1,522	1,371

Chevron-Laute

Die zweite Klasse von Lauttypen umfaßt jene Laute, die von Kappeler (1984c) als *wa-oo-* und *wa-oo-wa-note* und von mir als Chevron-Laute bezeichnet werden. Alle Chevrons beginnen mit ansteigender Frequenz, erreichen ein Maximum, nach welchem die Frequenz wieder abfällt. Auch diese Laute lassen sich feiner unterteilen als von Kappeler vorgeschlagen. Chevron-Laute unterscheiden sich in ihrer Frequenz und Länge. Manche Chevron-Laute können anhand der Sonagramme in zwei Abschnitte geteilt werden. Der erste Teil des Lautes (a) ist der eigentliche Chevron-Teil (Abbildung 9). Der zweite Teil ist der Endteil des Lautes (b) und ist von besonders variablem Frequenzverlauf. Chevron-Laute werden später als die *wa*-Laute im Gesang geäußert und zeigen in ihrer Häufigkeit individuelle Unterschiede. Sie sind der typische Vokalisationstyp im Männchengesang von *H. moloch*. Im Weibchengesang kommen sie nur selten vor (Geissmann, pers. Mit.).

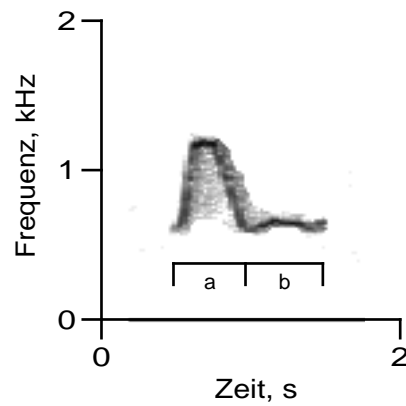


Abbildung 9. Aufbau eines Chevronlautes: a = Hauptteil des Lautes, b = Endteil des Lautes.

Ich unterscheide sieben verschiedene Chevron-Varianten bei *H. moloch* (Abbildungen 10 -16).

Lauttyp E1 (Abbildung 10) entspricht im Sonagramm einer nach unten geöffneten Parabel. Nach Erreichen der Maximalfrequenz fällt die Endfrequenz wieder etwa auf das Niveau der Anfangsfrequenz zurück. Ein anschließender Endteil bleibt aus. Die Maximalfrequenz liegt bei etwa 1 kHz oder darunter.

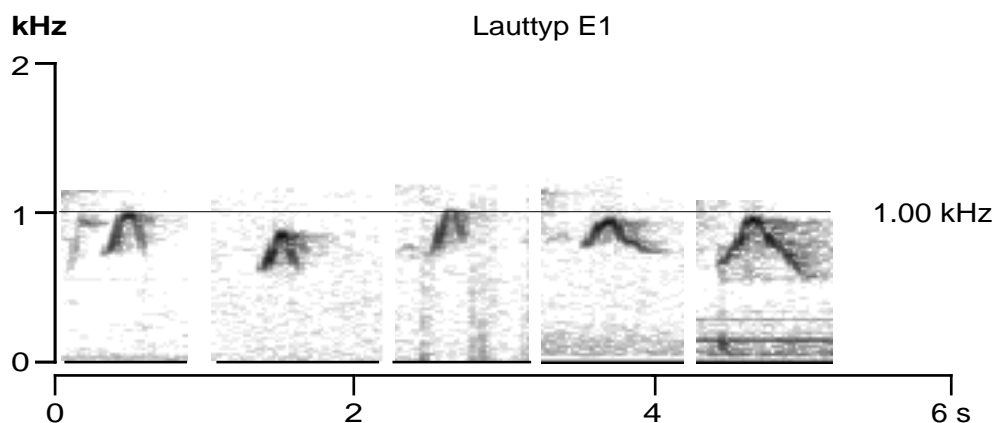


Abbildung 10. Beispiele für den Lauttyp E1.

Lauttyp E2 (Abbildung 11) entspricht E1, aber die Maximalfrequenz liegt deutlich über 1 kHz.

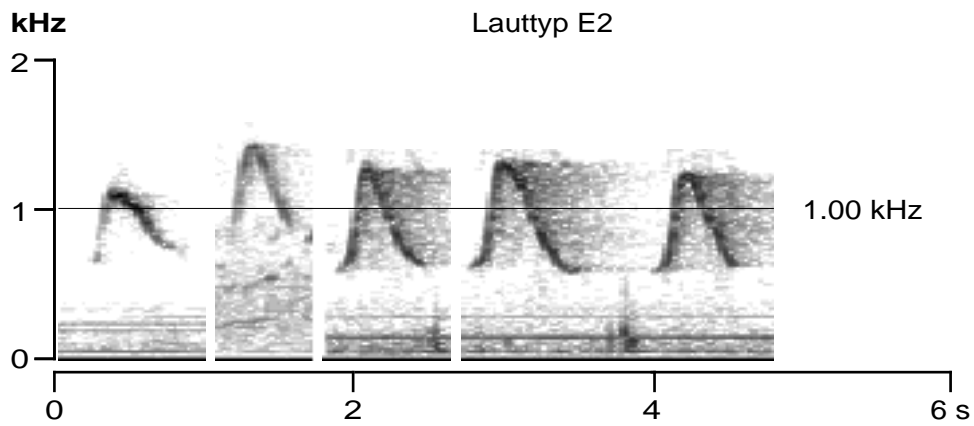


Abbildung 11. Beispiele für Louttyp E2.

Louttyp E3 (Abbildung 12) hat im Anschluß an den Hauptteil des Lautes noch einen Endteil. In dessen Verlauf steigt die Frequenz nochmals kurz an und fällt ein zweites Mal auf etwa das Anfangsniveau zurück.

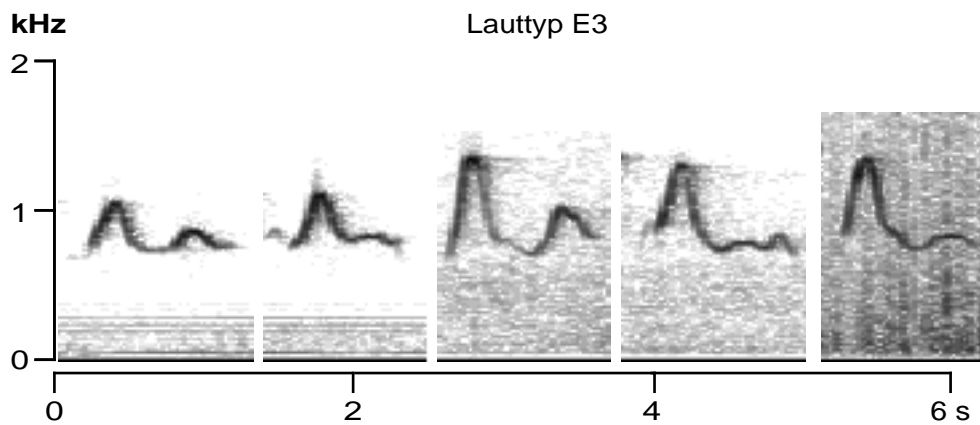


Abbildung 12. Beispiel für den Louttyp E3.

Louttyp E4 (Abbildung 13) entspricht etwa Louttyp E3, aber hier bleibt die Frequenz im Endteil nahezu stabil.

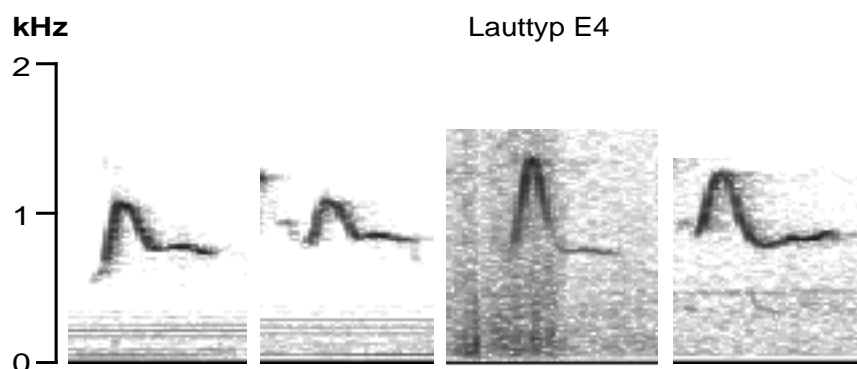


Abbildung 13. Beispiele für den Louttyp E4.

Lauttyp E5 (Abbildung 14) zeigt nach dem Erreichen der maximalen Frequenz im Hauptteil des Lautes nur einen moderaten Frequenzabfall, sodass das tiefe Niveau der Anfangsfrequenz nicht wieder erreicht wird. Im Endteil des Lautes steigt die Frequenz zudem erneut deutlich an, sodass die Maximalfrequenz des Hauptteils erreicht oder sogar übertroffen wird.

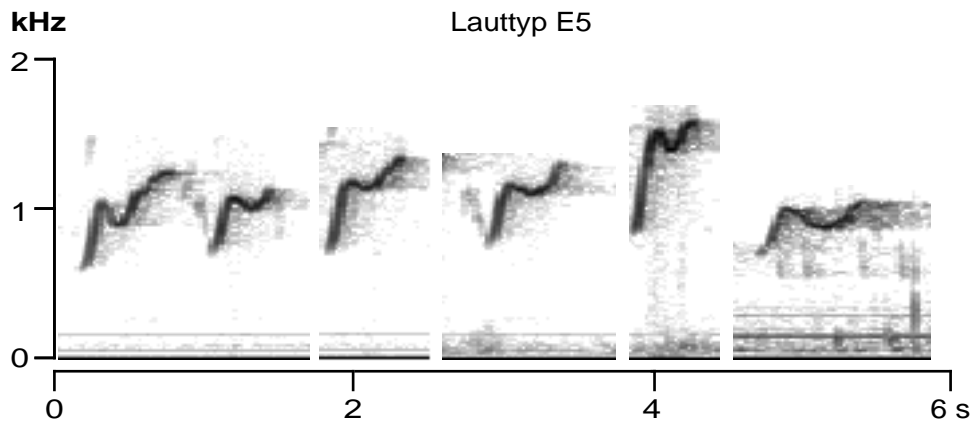


Abbildung 14. Beispiele für den Lauttyp E5.

Lauttyp E6 (Abbildung 15) entspricht etwa Lauttyp E5, aber der Frequenzanstieg im Endteil ist moderat und erreicht nicht mehr die Maximalfrequenz des Hauptteils.

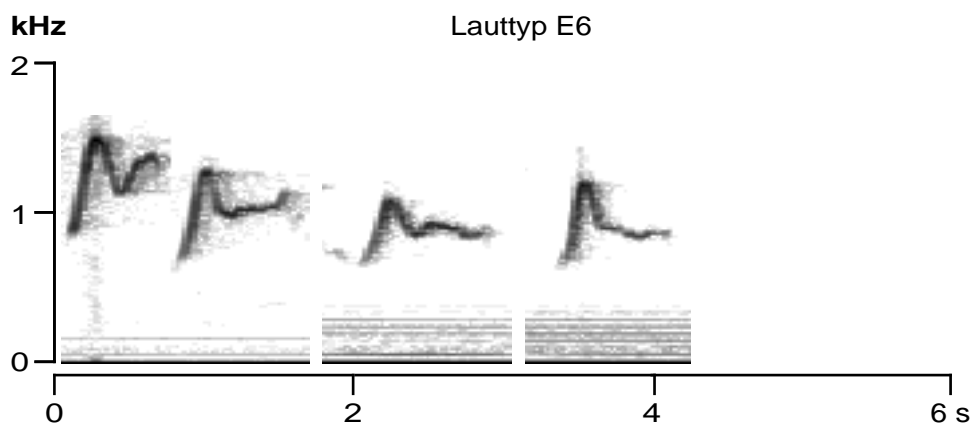


Abbildung 15. Beispiele für den Lauttyp E6.

Lauttyp E7 (Abbildung 16) entspricht etwa Lauttyp E2, aber hier erfolgt der Frequenzabfall im Hauptteil deutlich langsamer als der Anstieg.

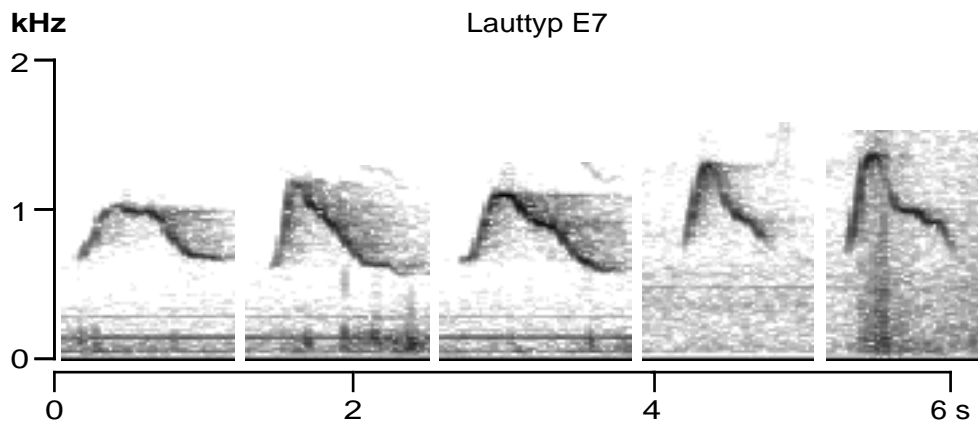


Abbildung 16. Beispiele für den Lauttyp E7.

Variable Lauttypen

Die dritte Lautgruppe im Männchengesang von *H. moloch* umfaßt alle diejenigen Expirationslaute, die weder *wa*-Laute noch Chevron-Laute sind. Dazu gehören die Lauttypen F und G (Abbildungen 17 und 18). Beide Lauttypen sind extrem variabel. Eine weitere Unterteilung in unterschiedliche Varianten wäre leicht möglich, erwies sich jedoch aufgrund der Seltenheit dieser Laute nicht als praktikabel.

Lauttyp F (Abbildung 17) umfaßt langezogene Laute mit äusserst moderater Frequenzmodulation von maximal 0,2 kHz. Die Richtung der Frequenzmodulation ist variabel; die Frequenz kann ansteigen, abfallen oder mehrmals wechseln.

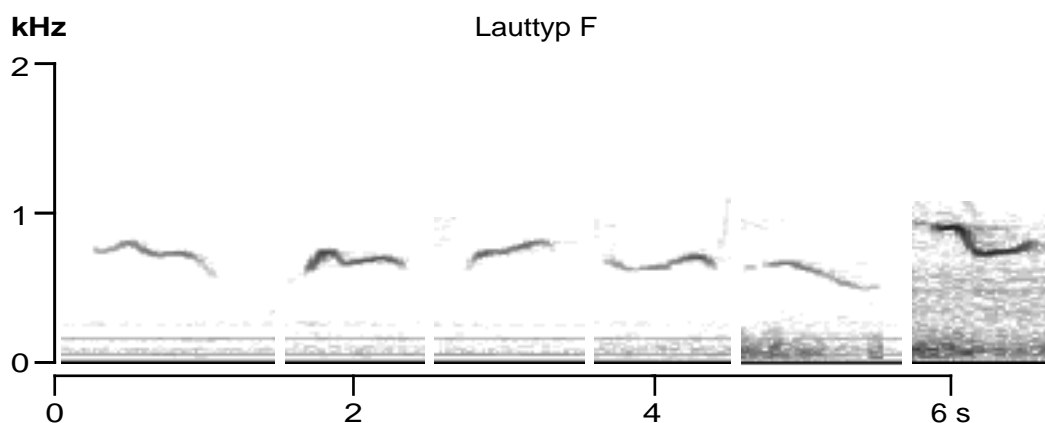


Abbildung 17. Beispiele für den Lauttyp F.

Lauttyp G (Abbildung 18) umfaßt Laute, die in extrem kurzen Intervallen aufeinander folgen, so dass am Sonagramm manchmal die Zahl der Einzellaute nicht mit Sicherheit eruiert werden kann. Sowohl das Ausmass als auch die Richtung der Frequenzmodulation ist äusserst variabel.

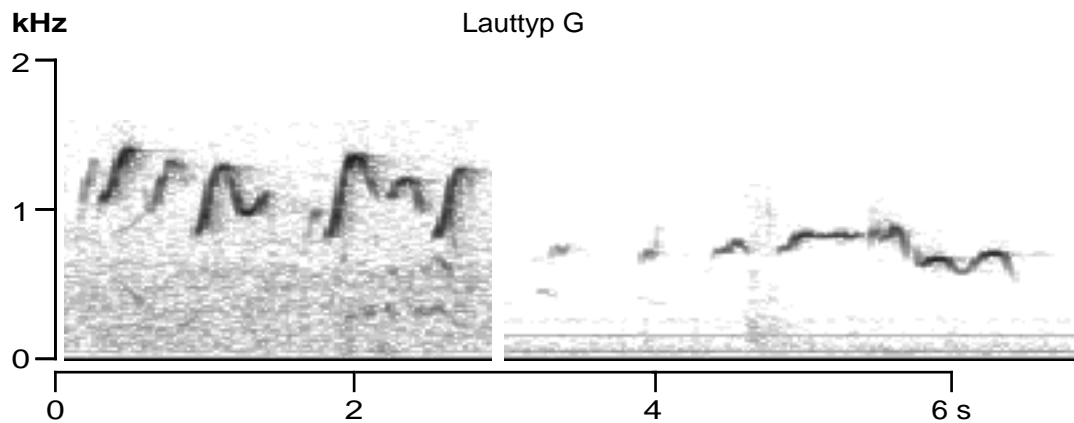


Abbildung 18. Beispiele für den Louttyp G.

Inspirationslaute (H)

Diese Lautklasse ist ebenfalls von variabler Frequenzstruktur. Eine Unterteilung in verschiedene Lauttypen bietet sich hier aufgrund der Seltenheit, mit der die Inspirationslaute auftreten, nicht an. Inspirationslaute sind meistens von geringerer Lautstärke als Expirationslaute. Meist verbindet ein Inspirationslaut zwei Expirationslaute miteinander. Die Intervalle zwischen den Lauten sind sehr kurz (Abbildung 19).

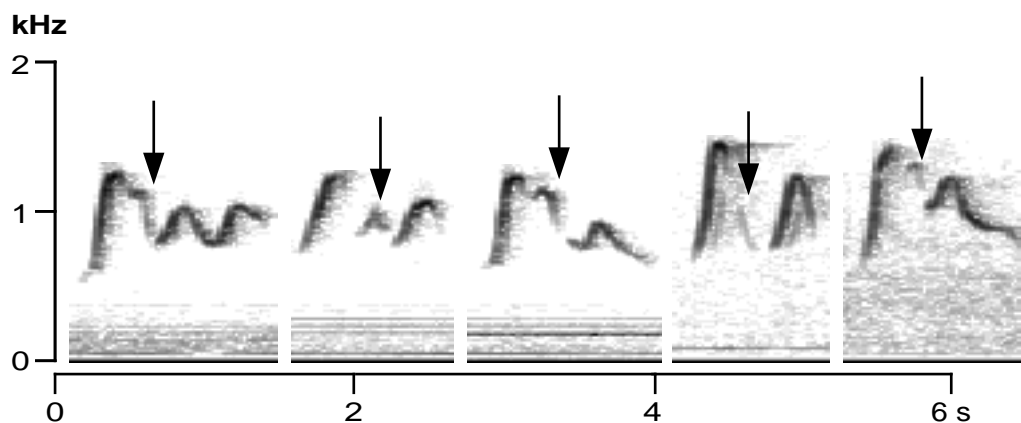


Abbildung 19. Beispiele für den Louttyp H (Inspirationslaute). Die Inspirationslaute sind mit einem Pfeil gekennzeichnet.

Die Messwerte für die Chevron-Laute, variablen Laute und Inspirationslaute sind in Tabelle 7 zusammengestellt. Da nicht alle Tiere jeden Lauttyp innerhalb eines Gesanges verwenden, kann auch hier die Anzahl der Individuen in der Tabelle für jeden Lauttyp wechseln. Die Individualwerte dieser Lautvermessung sind in Anhang A gelistet.

Tabelle 7. Dauer, Anfangsfrequenz, Endfrequenz, minimale und maximale Frequenz der Lauttypen verschiedener Gesänge. "N Individuen" gibt die Anzahl der berücksichtigten Individuen, "N Laute" gesamt die insgesamt vermessenen Laute an; "Min. Wert" gibt den kleinsten, "Max. Wert" den größten aller Einzelwerte an.

	Lauttyp									
	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	F	G	H
N Individuen	5	5	5	4	2	3	5	3	3	5
N Laute gesamt	15	14	15	12	4	9	13	9	7	13
Dauer in s										
Median	0,465	0,461	0,822	0,692	0,707	0,703	0,626	0,746	1,465	0,262
Min. Wert	0,325	0,332	0,669	0,616	0,541	0,608	0,518	0,339	1,147	0,150
Max. Wert	0,722	0,715	1,096	1,071	0,765	0,914	0,770	0,912	1,961	0,404
Anfangsfrequenz in kHz										
Median	0,731	0,762	0,685	0,673	0,633	0,646	0,704	0,674	0,684	0,983
Min. Wert	0,529	0,558	0,558	0,606	0,611	0,551	0,510	0,600	0,593	0,710
Max. Wert	0,835	0,813	0,903	0,902	0,659	0,754	0,836	0,802	0,768	1,114
Endfrequenz in kHz										
Median	0,664	0,710	0,794	0,636	0,983	0,826	0,633	0,695	0,714	0,7273
Min. Wert	0,520	0,558	0,558	0,534	0,922	0,581	0,530	0,443	0,442	0,577
Max. Wert	0,823	0,779	1,082	0,801	1,353	1,174	0,753	0,777	0,866	1,114
Minimale Frequenz in kHz										
Median	0,649	0,708	0,660	0,611	0,633	0,621	0,629	0,674	0,671	0,7213
Min. Wert	0,520	0,558	0,558	0,534	0,611	0,551	0,510	0,443	0,417	0,577
Max. Wert	0,799	0,805	0,761	0,748	0,643	0,754	0,753	0,765	0,703	1,114
Maximale Frequenz in kHz										
Median	0,953	1,138	1,126	1,237	1,198	1,092	1,079	0,845	1,190	0,993
Min. Wert	0,890	2,001	0,758	0,994	0,982	0,974	0,879	0,600	0,691	0,794
Max. Wert	0,999	0,756	1,990	1,347	1,970	1,380	1,158	0,895	1,579	1,325

Die Häufigkeit der Lauttypen innerhalb des Gesangs

Die Verteilung der Häufigkeiten der einzelnen Lauttypen innerhalb des Gesangs läßt bereits erste Rückschlüsse auf den Gesangsaufbau beim männlichen Silbergibbon zu. Wie ich gleich zeigen werde, ist es sinnvoll, den Gesang in mindestens zwei Phasen einzuteilen: eine Einleitungs- und eine Hauptgesangsphase.

Um über die Verteilung der Lauttypen im Gesangsverlauf etwas aussagen zu können, habe ich bei allen mir zu Verfügung stehenden Aufnahmen die Anzahl der verschiedenen Lauttypen gezählt. Dazu wurde jeder Gesang zunächst in aufeinanderfolgende Abschnitte von 50 Lauten unterteilt. Dabei wurde darauf geachtet offensichtlich zur selben Strophe gehörende Lautgruppen nicht in verschiedene Abschnitte zu trennen. Da bei den Aufnahmen aus Jakarta und Kalejetan die Gesangsanfänge und -enden nicht auf Band sind, werden die hieraus resultierenden Häufigkeitsverteilungen jeweils in gesonderten Abbildungen dargestellt. Die

Häufigkeit der verschiedenen Lauttypen wurde nun für jeden dieser 50-Laut-Abschnitte bestimmt (Anhang B).

Die Häufigkeit der verschiedenen Lauttypen verändert sich im Gesangsverlauf. Dabei zeigen sich deutliche Unterschiede zwischen den Lauttypen. Lauttyp A zeigt zum Beispiel eine abnehmende Tendenz (Abbildung 20). Während dieser Lauttyp in der Anfangsphase des Gesangs bei allen Tieren etwa 40% bis 90% des benutzten Repertoires ausmacht, so sinkt sein Anteil im Verlauf des Gesangs unter 20%. Bei einigen Tieren strebt der Anteil der A-Laute sogar gegen Null. Bei den Tieren aus Jakarta und Kalejetan ist dieser Trend nicht klar zu sehen, da der Anfang des Gesangs nicht auf Band aufgenommen wurde. Daher scheint der Anteil an A-Lauten während des gesamten Gesangs etwa gleich zu bleiben.

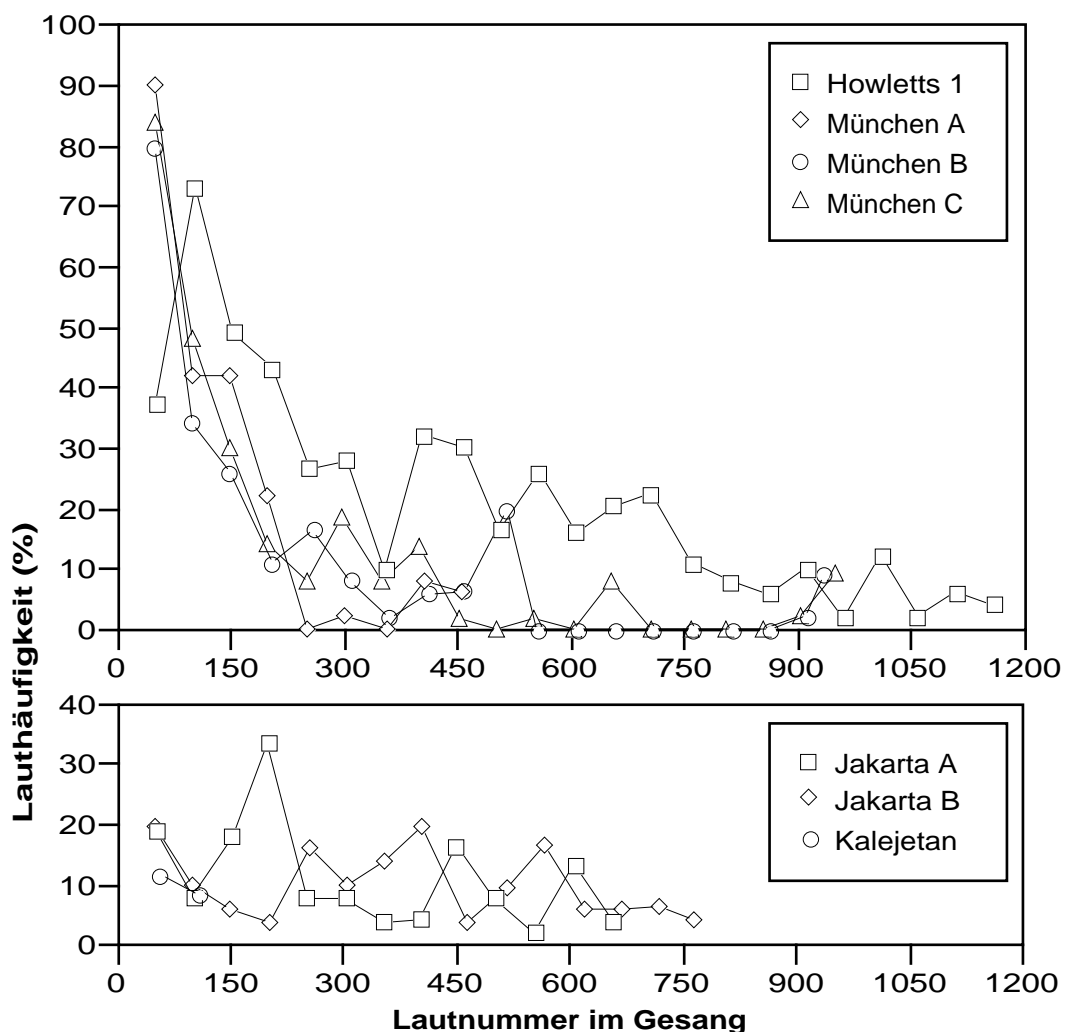


Abbildung 20. Häufigkeitsverteilung des Lauttyps A im Gesangsverlauf.

Auch die Häufigkeit des Lauttyps B (Abbildung 21) geht im Gesangsverlauf etwas zurück, wenn auch nicht so ausgeprägt wie bei Lauttyp A. Der Anteil dieses Lauttyps pendelt sich im Gesangsverlauf zwischen 10 und 40% ein.

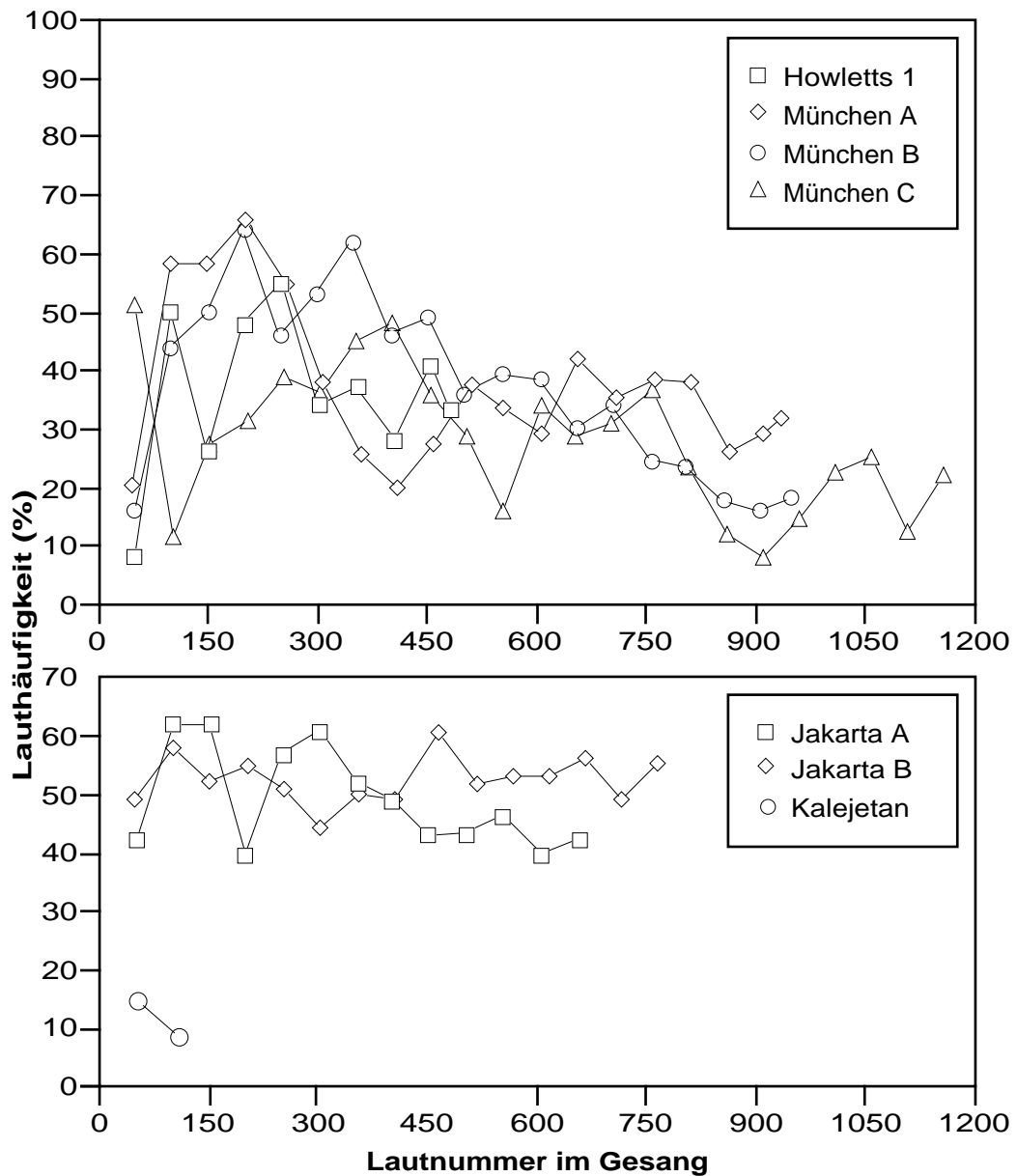


Abbildung 21. Häufigkeitsverteilung des Lauttyps B im Gesangsverlauf.

Im Gegensatz dazu nimmt die Häufigkeit der C-Laute im Gesangsverlauf kontinuierlich zu (Abbildung 22). Werden von den Silbergibbonmännchen zu Gesangsbeginn meist weniger als 5% dieses Typs benutzt, so steigt die Häufigkeit im weiteren Verlauf meist auf über 20%. Die Zunahme von Lauttyp C scheint mit der Abnahme von Lauttyp A zu korrelieren.

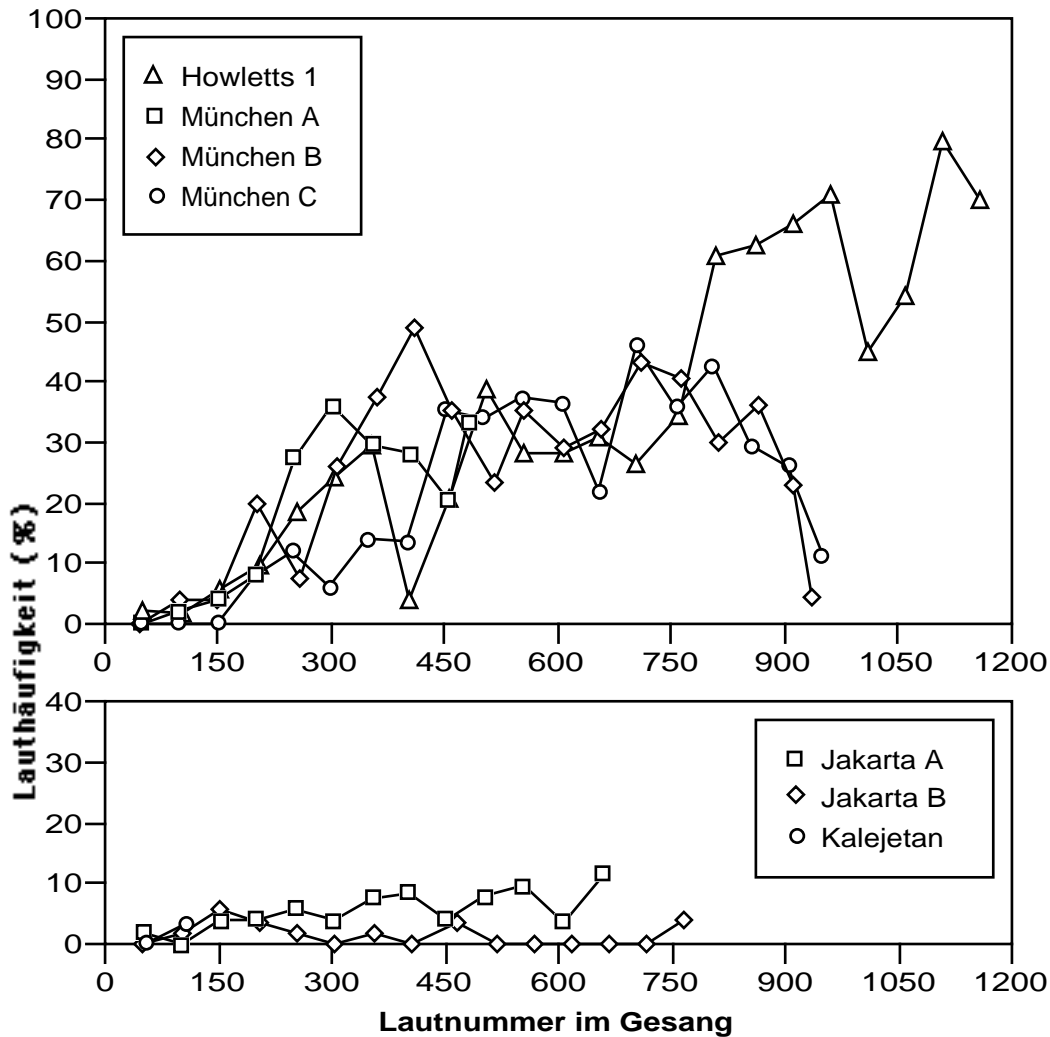


Abbildung 22. Häufigkeitsverteilung des Lauttyps C im Gesangsverlauf.

Alle weiteren in dieser Studie definierten Lauttypen zeigen wegen ihrer Seltenheit in der Häufigkeitsverteilung weniger deutliche Trends. Im Gegensatz zu den Lauttypen A, B und C haben sie während des Gesangs keine Anteile über 15%. Allen Chevron-Lauten ist es allerdings gemein, daß ihr Erscheinen scheinbar mit dem Anstieg des C-Laut-Anteils bzw. der Abnahme des A-Laut-Anteils zusammenhängt. Chevron-Laute werden nie direkt am Anfang eines Gesangs geäußert. Abbildungen mit der Verteilung aller Lauttypen während des Gesangsverlaufes befinden sich im Anhang C.

Wie die Chevron-Laute und die variablen Laute spielen die Inspirationlaute (Abbildung 23) in ihrer Häufigkeit eine untergeordnete Rolle. Die Häufigkeit unterliegt individuellen Schwankungen. Zu Gesangsbeginn kommen Inspirationslaute so gut wie nicht vor. Mit Fortschreiten der gesanglichen Aktivität steigt die Häufigkeit, mit der diese Laute geäußert werden, leicht an.

Dies führt mich zu bereits erwähnter erster Strukturierung des Männchengesangs bei *H. moloch*. Zu Beginn des Gesangs gibt es eine Phase, in welcher praktisch ausschließlich

Laute des Typs A und B verwendet werden. Daher bezeichne ich diesen ersten Teil als Einleitungsphase des Gesangs. Sie dauert etwa 250 Laute und geht fließend in die zweite Phase, den Hauptgesangsteil über. In diesem Abschnitt ist der Lauttyp C der vorherrschende Vokalisationstyp. Hier treten nun auch die verschiedenen Chevronlaute und Inspirationslaute auf.

Die wechselnde Lautzusammensetzung lässt sich auch am vollständig sonographierten Gesang in Anhang D erkennen.

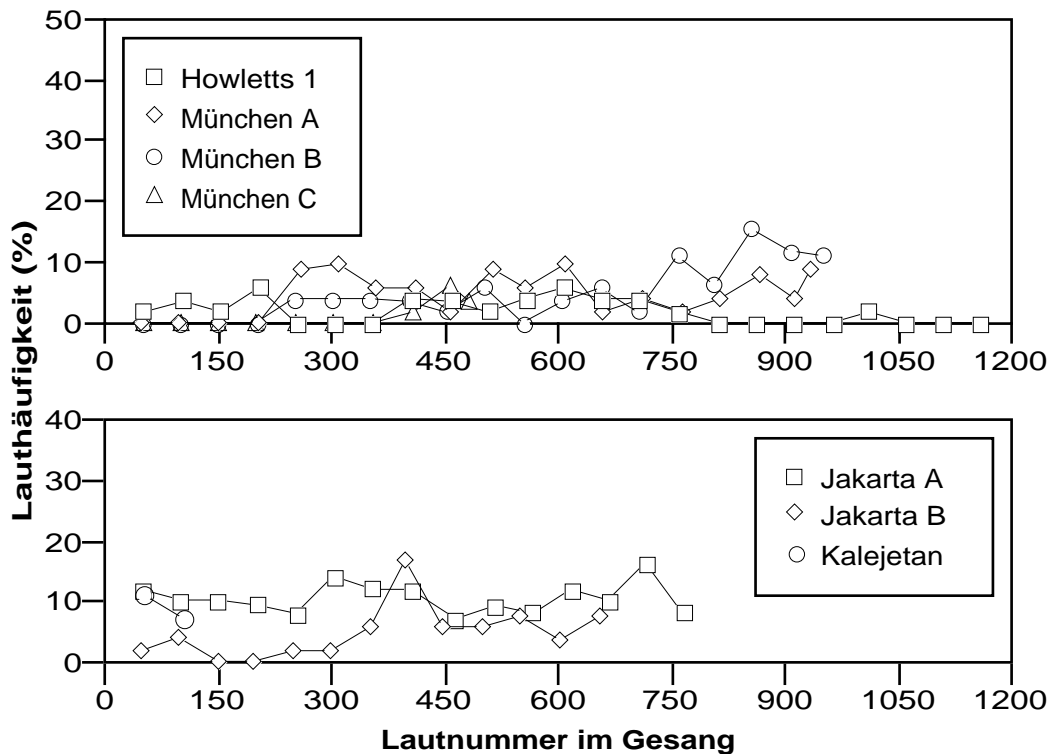


Abbildung 23. Häufigkeitsverteilung des Lauttyps H im Gesangsverlauf.

Interstropfen-Intervall bei *H. moloch*

Die Männchengesänge von *H. moloch* sind sehr variabel aufgebaut. Es gibt keine stereotyp, wiederkehrenden Strukturen, wie den sogenannten *great call* bei den Weibchengesängen (Dallmann, 1999). Dies erschwert die Erkennung zusammengehörender Elemente, den Strophen. Da die Lautintervalle innerhalb von Strophen definitionsgemäss kürzer sind als die Intervalle zwischen Strophen, sollte es jedoch möglich sein, eine kritische Intervalldauer festzulegen, die besonders gut zwischen Inter-Strophen- und Intra-Strophen-Intervallen trennt. Zu diesem Zweck wurde die Häufigkeitsverteilung der Lautintervalle bei allen verfügbaren Gesängen bestimmt. Es war zu erwarten, dass sowohl Inter-Strophen- und Intra-Strophen-Intervalle besonders häufig auftreten würden. Intermediäre Lautintervalle sollten dagegen besonders selten auftreten und daher gute Kandidaten für die kritische Intervalldauer darstellen.

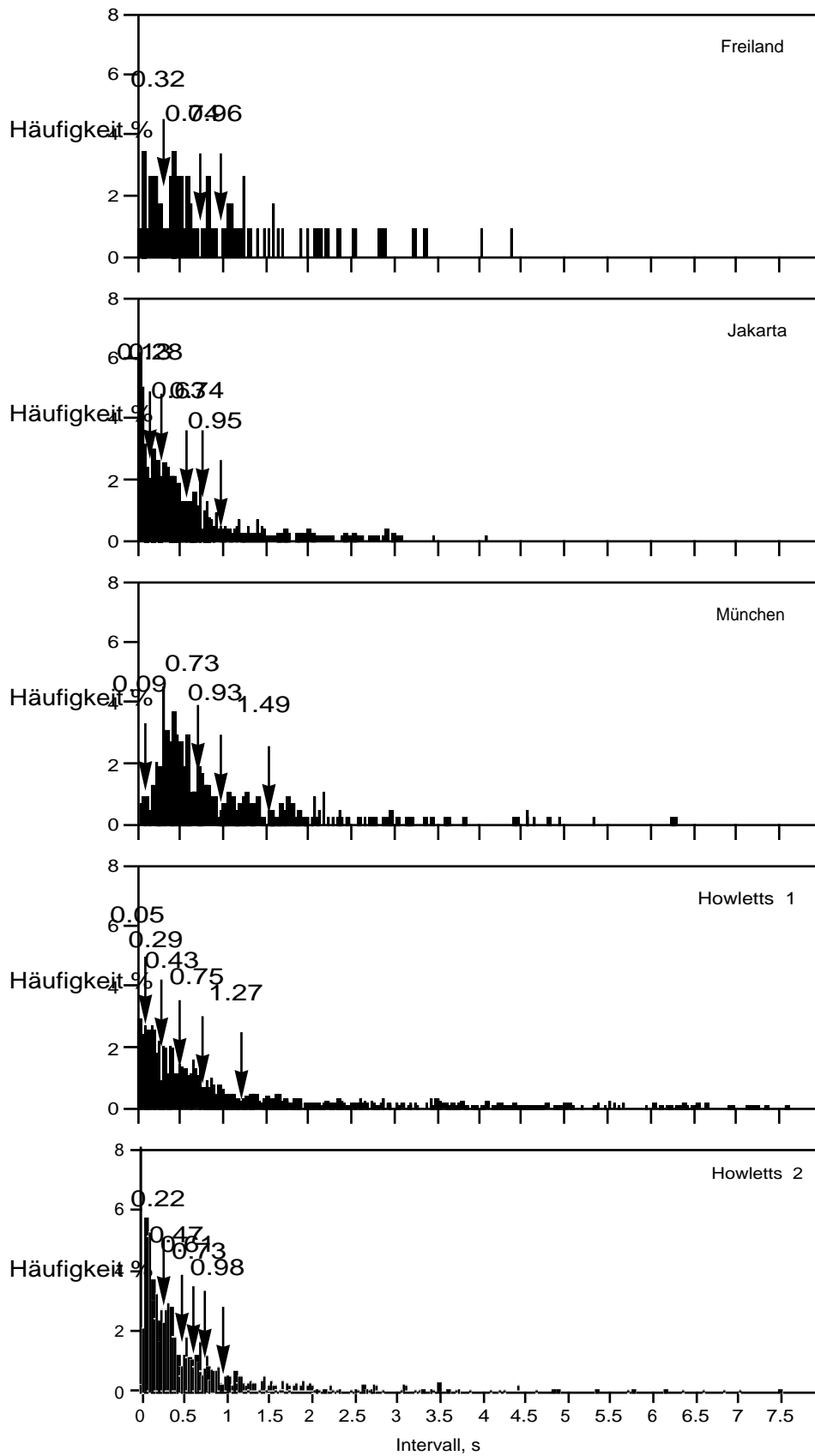


Abbildung 24. Intervallängen im Gesang der verschiedenen Tiere.

Abbildung 24 zeigt die Häufigkeitsverteilung der Lautintervalle in Schritten von 0,02 Sekunden für die untersuchten Männchengesänge. Jeder Gesang scheint mehrere lokale Minima aufzuweisen.

Vergleicht man nun die Minima der verschiedenen Individuen miteinander, zeigt sich, daß ein Minimum von 0,75 Sekunden bei allen Tieren vorzukommen scheint. Alle anderen Minima treten nicht bei allen untersuchten Individuen auf. Daher habe ich das Intervall, welches strophige Elemente von nicht strophigen trennt, auf 0,75 Sekunden festgelegt. Im folgenden werden aufeinanderfolgende Laute, die durch ein Intervall von kleiner oder gleich 0,75 Sekunden voneinander getrennt sind, von mir als zu einer Strophe gehörend betrachtet. Dementsprechend werden alle nichtstrophigen Elemente des Männchengesangs bei *H. moloch* durch längere Intervalle voneinander getrennt.

Gesangsmotivation

Gesangsmotivation ist der Antrieb, mit dem das Tier bestrebt ist, seinen Gesang voranzutreiben. Dieser Antrieb ist nicht direkt messbar. Daher betrachte ich die Anzahl Laute, die ein Tier pro Strophe vokalisiert als äußeren, meßbaren Schätzwert für die Gesangsmotivation. Bei der Berechnung dieses Wertes wurden die Inspirationslaute nicht mitgezählt. Der Schätzwert wird der Einfachheit halber im Folgenden kurz als "Gesangsmotivation" bezeichnet.

In Abbildung 25 ist die Gesangsmotivation im Gesangsverlauf aufgetragen. Auch hier werden wieder Schritte von 50 Lauten verwendet. Die Abbildung zeigt, daß zu Gesangsbeginn die durchschnittliche Lautzahl pro Strophe unter 2 Lauten liegt. Dies gilt nur für den oberen Teil der Abbildung, da nur bei diesem die Gesänge vollständig aufgenommen wurden. Zusätzlich wurde für jeden Gesang bestimmt, mit welcher absoluten Häufigkeit Strophen mit unterschiedlichen Lautzahlen in jedem Gesangsabschnitt (50-Laut-Schritte) auftraten. Diese Häufigkeiten sind in Anhang B tabellarisch gelistet. Diese Auswertung zeigt, daß im Anfangsbereich immer die Ein-Laut-Strophe bevorzugt verwendet wird (Anhang B). Die Gesangsmotivation steigt mit fortlaufenden Gesang. Trotz unterschiedlich starker Schwankungen der Motivation wird in der Hauptgesangsphase eine durchschnittliche Anzahl von zwei Lauten pro Strophe bei keinem Tier mehr unterschritten. Betrachtet man auch hier parallel die absoluten Lautzahlen der Strophen (Anhang B), kann man erkennen, daß die Anzahl der Ein-Laut-Strophen deutlich sinkt und die Strophen länger werden.

Bei den Tieren aus Jakarta und Kalejetan ist der Gesang nicht vollständig auf Band. Die beiden Aufnahmen aus Jakarta zeigen deutlich, daß sich das Tier bereits in der Hauptgesangsphase befindet. Es werden bereits Chevron-Laute geäußert und der Anteil des Lauttyps A liegt unter 20% (Anhang A6 und A7). Auch bei diesem Tier wird die durchschnittliche Anzahl von zwei Lauten pro Strophe nicht unterschritten (Abbildung 25).

Die relativ niedrige Gesangsmotivation des Tieres aus Kalejetan (Abbildung 25) läßt hingegen vermuten, daß der hier untersuchte Abschnitt aus dem Gesangsanfang stammt. Genauere Aussagen lassen sich aber nicht machen, da der vorliegende Abschnitt zu kurz ist.

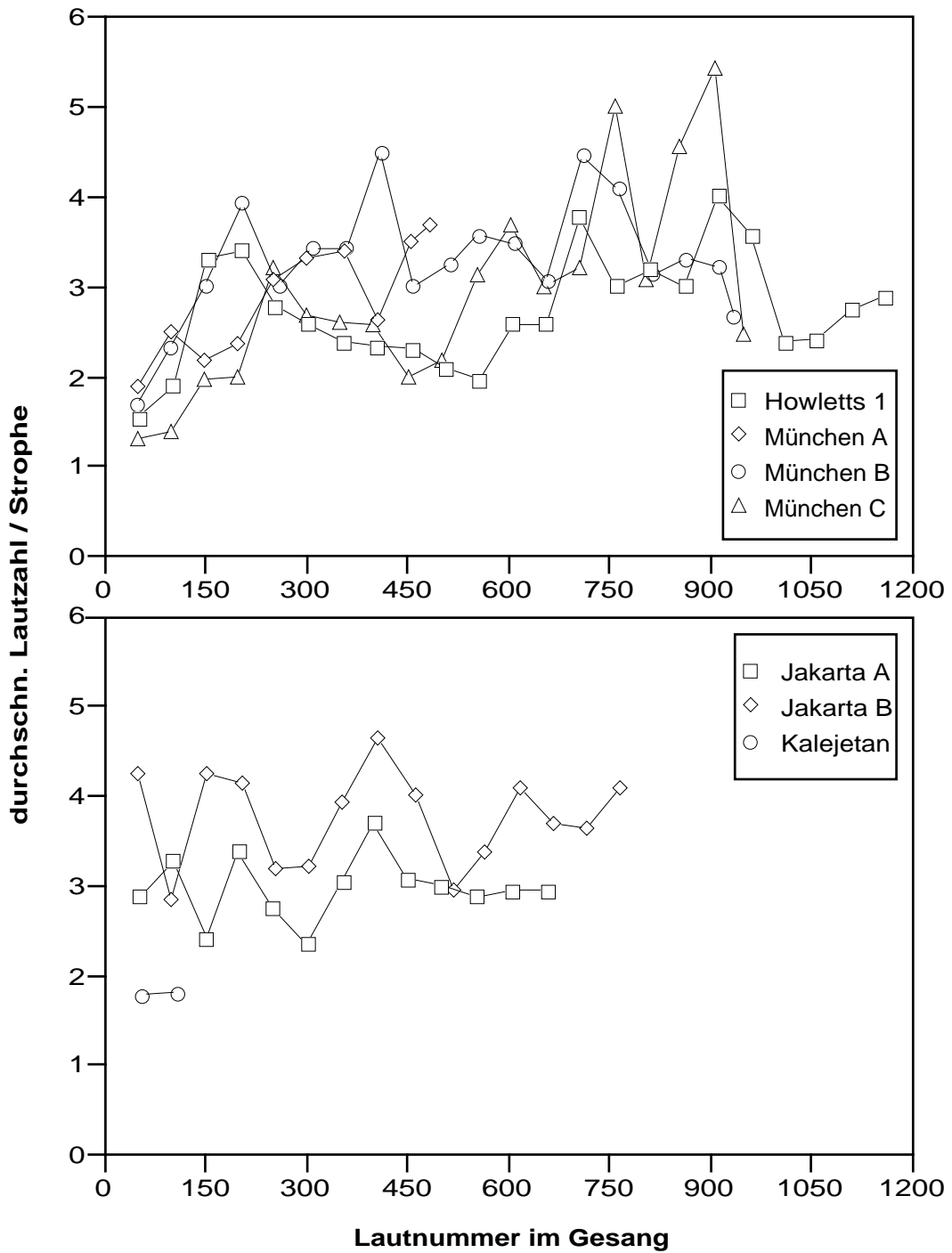


Abbildung 25. Gesangsmotivation (Lautzahl pro Strophe) der Silbergibbonmännchen während des Gesangsverlaufs.

Vergleicht man die Gesangsmotivation der Tiere statistisch mit der Häufigkeit der einzelnen Lauttypen, findet man einige Korrelationen. Sie sind in Tabelle 7 zusammengefaßt.

Lediglich das Münchener Tier zeigt signifikante Korrelationen zwischen der Motivation und den Lauttypen A und C. Die Motivation korreliert negativ mit Lauttyp A und positiv mit Lauttyp C. Je motivierter der Münchener Gibbon während seines Gesangs ist, desto weniger verwendet er Lauttyp A und desto mehr Lauttyp C. Bei dem Tier aus Howletts liegt der P-Wert für die Korrelation zwischen der Motivation und Lauttyp C nur knapp oberhalb der Signifikanzgrenze, so daß sich bei diesem Tier Lauttyp C zumindest als Tendenz ähnlich wie beim Münchener Tier verhält. Die in Tabelle 7 verglichenen Gesänge des Münchener Tieres zeigen auch, daß der Gesang eines Individuums in sich relativ gleichbleibend ist, während der Vergleich mit anderen Individuen jedoch große Unterschiede zeigt.

Tabelle 7. T-Werte (corrected for ties) und P-Werte aus dem Kendall Rang-Korrelationskoeffizienten; Signifikanzen sind fett gedruckt; untersucht wurde der Zusammenhang zwischen den verschiedenen Lauttypen und der Gesangsmotivation; Münch. = München

Auf- nahme	Lauttyp													
	A	B	C	D	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	F	G	H
Howletts 1	0,078	0,209	0,051	0,506	0,063	0,698	0,124	0,219	0,023	---	0,416	0,016	0,711	0,247
Münch. A	0,004	0,325	0,016	>0,99	0,697	0,718	0,119	0,026	---	0,003	0,189	0,884	0,884	0,050
Münch. B	0,007	0,4546	0,001	0,092	0,070	0,118	0,178	0,320	---	0,509	0,116	0,298	0,341	0,325
Münch. C	0,001	0,078	0,006	0,136	0,965	0,442	0,041	0,057	---	0,937	0,755	0,515	---	0,003
Jakarta A	0,753	0,237	0,667	0,498	0,488	0,621	0,663	0,948	---	0,153	>0,99	0,939	0,346	0,210
Jakarta B	0,543	0,616	0,291	0,055	0,426	0,093	0,396	0,916	0,584	0,188	0,194	0,842	0,214	0,605

Die beiden Aufnahmen aus Jakarta sind unvollständig. Wie bereits oben gezeigt fehlt bei diesen Gesängen das für die Einleitungsphase typische Ansteigen der Motivation und der Gibbon befindet sich bereits in der Hauptgesangsphase. Der Teil, in welchem er lediglich Laute des Typs A, B, C und D vokalisiert, kann damit nicht zur Berechnung der Korrelation herangezogen werden. Dies könnte dazu geführt haben, daß eine Korrelation der Gesangsmotivation mit den Lauttypen A und C nicht mehr feststellbar ist

Der Strophenaufbau in der Hauptgesangsphase

Um den sequentiellen Aufbau der Männchenstrophen aus verschiedenen Lauttypen zu untersuchen, wurden die Strophen aus der Hauptgesangsphase miteinander verglichen. Nur Strophen, die aus mindestens 3 Lauten bestanden, gelangten zur Auswertung. Inspirationslaute wurden nicht in die Auswertung miteinbezogen. Die berechneten Folgewahrscheinlichkeiten für jedes Tier sind in den Abbildungen 26-28 zu sehen. Dabei wurden für das Tier aus München und Jakarta Daten aus mehreren Gesängen gepoolt. Die ungepoolten Folgewahrscheinlichkeiten für die einzelnen Gesänge dieser Tiere sind im Anhang E dargestellt. In diesen Abbildungen werden der Übersicht halber relative Häufigkeiten unter 5% und absolute Häufigkeiten unter n=2 nicht eingezeichnet.

Bei der Aufnahme Howletts 1 (Abbildung 26) beginnt eine Strophe in 83% aller Fälle mit einem Laut des Typs C. Als zweiter Laut folgt zu 63% wiederum Lauttyp C. Auch als Laut drei und vier in der Strophe wird bevorzugt der Lauttyp C verwendet. Alle anderen aufgezeigten Lautfolgen spielen nur eine untergeordnete Rolle.

Auch bei den Aufnahmen aus München (Abbildung 27) beginnt eine Strophe in der Hauptgesangsphase zu 75% mit einem Laut des Typs C. Allerdings folgt als zweiter Laut zu 52% ein Chevron-Laut. Laut drei, vier und fünf der Strophe sind bei diesem Tier meist vom Typ C. Vergleicht man nun diesen Aufbau mit denen der Einzelaufnahmen aus München (Anhang E), stellt man fest, daß in allen drei Fällen eine Strophe bevorzugt mit einem Laut des Typs C begonnen wird, auf die meist ein Chevron-Laut (E) folgt. In zwei der drei ausgewerteten Münchner Aufnahmen (München A und C) folgt als dritter Laut ebenfalls bevorzugt der Lauttyp C. Eine Bevorzugung für den vierten Laut in der Strophe kann aufgrund der kleinen Stichprobe nicht mehr deutlich erkannt werden. Bei München A wird dort oft (in 55% der Fälle) ein Laut des Typs E verwendet, bei München B ist es ein Lauttyp B und bei München C ist es ein Lauttyp C.

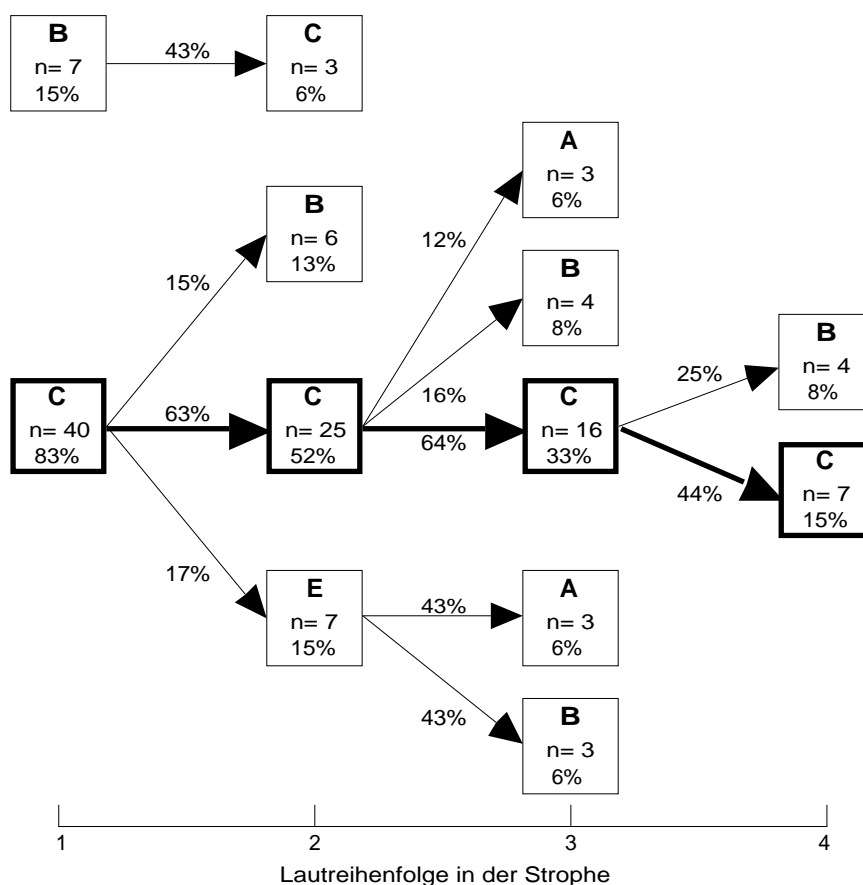


Abbildung 26. Strophenaufbau bei Howletts 1. Die häufigste Lautreihenfolge ist fett gekennzeichnet.

München B weicht im Strophenaufbau ab Laut drei von den beiden anderen Gesängen desselben Tieres ab. Hier werden an dritter und vierter Stelle Laute des Typs B bevorzugt

verwendet. Bedenkt man allerdings, daß sich die Lauttypen B und C lediglich in ihrer Maximalfrequenz unterscheiden, könnte diese Abweichung in der Reihenfolge für das Tier unbedeutend sein.

Bei den von mir ausgewerteten Aufnahmen aus Jakarta zeigt sich eine deutlich andere favorisierte Reihenfolge der Strophenlaute. Abbildung 28 zeigt eine gepoolte Auswertung der Aufnahmen Jakarta A und Jakarta B.

Der erste Laut einer Strophe bei diesem Männchen ist in 59% der Fälle vom Lauttyp B Laut. Damit unterscheidet sich dieses Tier bereits deutlich von den Individuen aus Howletts und München. Als zweiter Laut folgt bevorzugt Lauttyp B (oder - fast ebenso oft - Lauttyp E). An dritter Stelle folgt ein ein Chevron (E) und an vierter Stelle meist ein Laut des Typs C.

Auch hier zeigt der Vergleich der beiden Einzelgesänge aus Anhang E, daß die am häufigsten benutzte Lautreihenfolge individuell relativ stabil ist. Sowohl bei Jakarta 5 als auch bei Jakarta 6 beginnen die Strophen mit einem B-Laut. Bei beiden Gesängen folgen an zweiter Stelle etwa gleich häufig entweder B oder E.

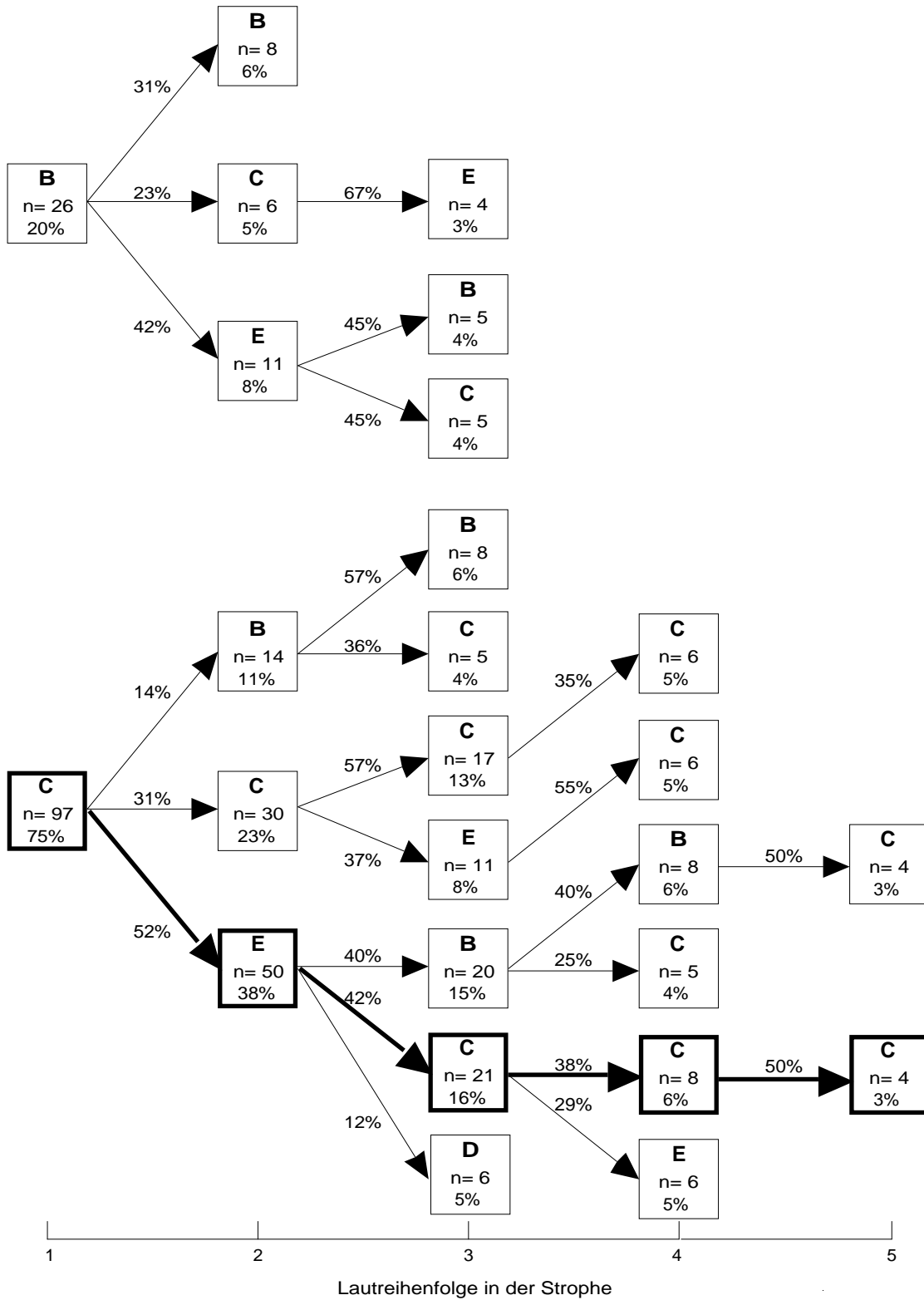


Abbildung 27. Strophenaufbau beim Münchener Tier. Die drei zur Verfügung stehenden Aufnahmen wurden gemeinsam ausgewertet. Die häufigste Lautreihenfolge ist fett gekennzeichnet.

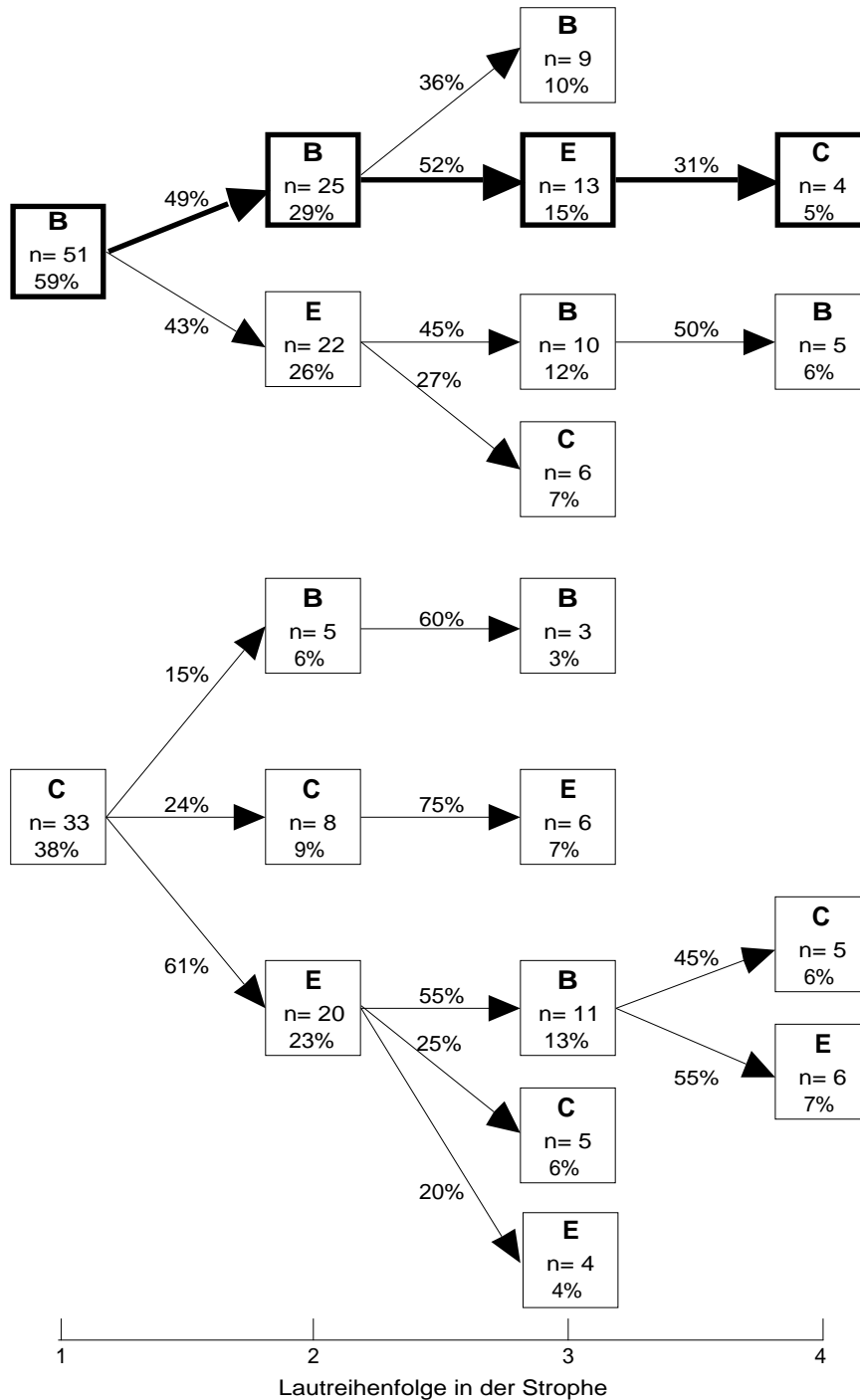


Abbildung 28. Strophenaufbau beim Tier aus Jakarta. Die zwei zur Verfügung stehenden Aufnahmen wurden gesamt ausgewertet. Die häufigste Lautreihenfolge ist fett gekennzeichnet.

In Tabelle 8 sind die bevorzugt gebildeten Strophen nochmals nach den Aufnahmen sortiert gelistet. Wie man erkennen kann, unterscheiden sich Aufnahmen desselben Tieres relativ wenig voneinander. Auch nach Jahren scheint der favorisierte Strophenaufbau stabil zu bleiben (zwischen München A und München C liegen 8 Jahre). Die Unterschiede zwischen den Individuen scheinen dagegen deutlicher zu sein. Schon der erste Laut der Strophe differiert zum Beispiel konsistent zwischen München und Jakarta.

Tabelle 8. Liste der am meisten genutzten Lautreihenfolgen in einer Strophe, nach den einzelnen Aufnahmen sortiert.

Aufnahme	1. Laut der Strophe	2. Laut der Strophe	3. Laut der Strophe	4. Laut der Strophe	5. Laut der Strophe
Howletts 1	C	C	C	C	
München A	C	E	C	E	
München B	C	E	B	B	
München C	C	C oder E	C	C	
München gesamt	C	E	C	C	C
Jakarta A	B	E	C		
Jakarta B	B	B	E	C	
Jakarta gesamt	B	B	E	C	

Gesang eines subadulten Männchens

Bereits subadulte Männchen können Gesänge produzieren. Der hier untersuchte Gesang unterscheidet sich von denen der adulten Männchen allerdings deutlich. Der subadulte männliche Silbergibbon singt scheinbar Teile des Weibchen-*great calls*. Diese Strophe zeichnet sich durch eine sehr stereotype Abfolge bestimmter Lauttypen aus (Dallmann, 1999; Kappeler, 1984c). Der *great call* der Weibchen von *H. moloch* läßt sich in drei Abschnitte gliedern:

1. *Pretrill-Phase*

Die *Pretrill-Phase* umfaßt den ersten Teil des *great calls*. Zu ihr gehören alle Laute, die eine kleine Frequenzdifferenz, aber eine lange Dauer haben. Diese Phase endet vor dem ersten Laut des Trillers.

2. *Triller*

Der Triller beginnt mit dem ersten Laut, der stark frequenzmoduliert ist, aber nur eine kurze Dauer hat. Die Anzahl Laute pro Zeitintervall ist gegenüber der *Pretrill-Phase* deutlich erhöht.

3. *Termination-Phase*

Die Termination-Phase beginnt mit dem ersten Laut nach dem Triller. Dieser erste Laut ist von den Lauten des Triller deutlich abgesetzt; er ist länger und umfaßt ein kleineres Frequenzband.

Außerdem werden die *great calls* immer von rhythmischen *wa*-Lauten und einer charakteristisch frequenzmodulierten *introduction note* eingeleitet.

Man kann die drei Phasen und die einleitenden Laute deutlich an dem in Abbildung 29a dargestellten Beispiel eines *great calls* unterscheiden.

Vergleicht man damit den Gesang des subadulten Männchens (Abbildung 29b), zeigt sich, daß dieses Jungtier abortierte *great calls* produziert. Es sind drei Ausschnitte des

Gesangs dargestellt, welche allerdings im Vordergrund von den Sonagrammen singender Siamangs überdeckt werden. Man kann im Sonagramm knapp erkennen, auf der Aufnahme aber gut hören, daß das subadulte Tier vor Beginn des *great call* rhythmische *wa*-Laute und die typische *introduction note* produziert, bevor die Laute der *pretrill*-Phase folgen. Allerdings bricht der *great call* vor Erreichen des Trillers ab.

Der hier untersuchte Gesang des subadulten Männchens enthielt insgesamt 9 *great calls*, die allesamt nach der *pretrill*-Phase abotiert wurden. Es hat zwischen den *great calls* keinerlei Sequenzen gezeigt, die dem oben besprochenen Männchengesang ähnlich sind.

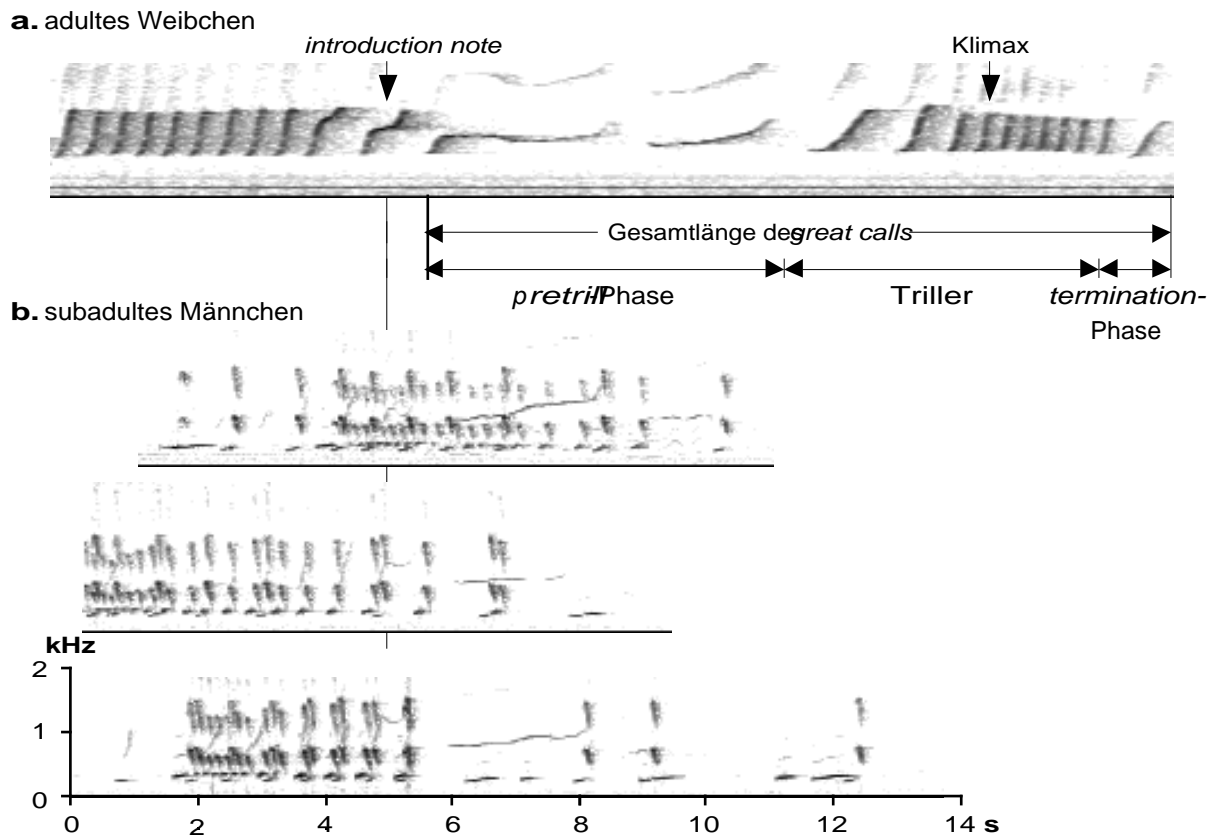


Abbildung 29. Vergleich der typischen *great call*-Strophe eines adulten Weibchens von *H. moloch* mit den abortierten *great calls* eines subadulten Männchens. (a) adultes Weibchen, 25.6.1978, Tereleng, West-Java; (b) subadultes Männchen, 18.6.1995, Howletts Zoo Park, England. Im Vordergrund dieser Aufnahme sind die Sonagramme eines Siamang-Gesangs zu sehen.

Diskussion

Hylobates moloch ist neben *H. klossii* die einzige Gibbonart, von der keine Duettgesänge bekannt sind. Kappeler hat sogar während seiner 130 Tage andauernden Freilandstudie auf Java keines der fünf verpaarten Männchen seines Studiengebietes singen gehört: "*it thus appears that territorial male moloch gibbons do not sing*" (Kappeler, 1984c). Der einzige Männchengesang, den Kappeler in seinem Studiengebiet hörte, stammte kam von einem solitären Männchen auf der Grenze zweier Territorien. Einen zweiten hörte er während eines *surveys* in Zentraljava. Neuere Forschungsergebnisse zeigen allerdings, daß die Männchen doch singen (Geissmann & Nijmann, 1999, in press). Demzufolge scheinen Silbergibbonmännchen durchschnittlich einmal pro Woche noch vor dem Morgengrauen zu singen. Ihre Gesänge sind meist beendet, bevor die Weibchen im Morgengrauen ihre Gesänge beginnen.

Aufgrund der großen Variabilität innerhalb der Männchen-Gesänge von *H. moloch* ist es schwierig, eine Struktur in ihrem Aufbau zu finden. Im Gegensatz zu den *great calls* der Weibchen produzieren die Männchen keine stereotypen Gesangsabschnitte. Für die hier verwendete Einteilung des bei der Expiration produzierten Lautrepertoires in verschiedene Lauttypen mussten arbiträre Grenzen gezogen werden, da fast jeder Lauttyp fließend in jeden anderen übergehen kann. Bestimmte Lauttypen scheinen jedoch besonders häufig in nahezu unveränderter Form immer wieder in den Männchengesängen aufzutauchen, während andere Formen seltener oder deutlich weniger stereotyp strukturiert sind. Zumindest für die ersteren scheint die hier vorgenommene Einteilung auch für den Gibbon relevante Unterschiede zu spiegeln und daher von biologischer Bedeutung zu sein.

Ebenso kann die Bestimmung eines Interstrophen-Intervalls weitgehend nur arbiträren Charakter haben.

Wie anhand der Sonagramme deutlich wird, können die hier für *H. moloch* gefundenen Lauttypen übergangslos ineinander übergehen, wenn man einmal von den Inspirationslauten absieht. Auch scheinen die Tiere individuelle Präferenzen für bestimmte Lauttypen zu haben.

Trotz alledem ist die in dieser Arbeit gezeigte Vielzahl an Lauttypen sinnvoll. Die Klasse der *wa*-Laute ist der am meisten verwendete Vokalisationstyp der Männchen. Gerade hier wird deutlich, wie wichtig die Feineinteilung ist. Während am Gesangsanfang vermehrt *wa*-Laute mit einer kleinen Frequenzspanne (Lauttyp A) geäußert werden, so wird diese bis zur Hauptgesangsphase mehr als verdoppelt (Lauttyp C). Bei der Gruppe der Chevron-Laute werden erst durch die Einteilung in sieben verschiedene Lauttypen die individuellen Vorlieben der einzelnen Tiere deutlich. Jedes Individuum verwendet die diversen Chevron-Laute unterschiedlich häufig in seinen Gesängen. Die Häufigkeit und Art der Chevron-Laute macht damit das Erkennen einzelner Individuen am Gesang möglich.

Vergleich mit Studien zum Männchengesang anderer Gibbonarten

Gesänge der Männchen von *H. moloch* sind sehr variabel aufgebaut. Sie lassen in ihrem Aufbau nicht den stereotypen Strophenaufbau von *H. klossii* (Tenaza, 1976; Whitten, 1980, 1982) oder *H. leucogenys* (Schilling, 1984) erkennen. Bei allen untersuchten Gibbonarten (z.B. *H. klossii*, *H. leucogenys*, *H. lar*) scheint es jedoch so zu sein, daß die Männchengesänge mit einfachen, einzeln geäußerten Lauten beginnen. Im Gesangsverlauf treten dann weitere, kompliziertere Laute auf und die Strophen werden länger und komplexer gestaltet (Schilling, 1984; Tenaza, 1976; Whitten, 1980, 1982; Raemaekers, Raemaekers & Haimoff, 1984). Darin stimmt der Männchengesang von *H. moloch* mit dem der anderen Arten überein.

Das Lautrepertoire von Silbergibbonmännchen scheint jedoch besonders variabel zu sein. Die von Kappeler (1984c) verwendete Dreiteilung reicht nicht aus, um diese große Vielfalt zu beschreiben, aber auch die in der vorliegenden Studie vorgestellte Einteilung wird der Variabilität nicht gerecht. Das Lautrepertoire von *H. moloch* wird hier in vier Gruppen gegliedert, die ihrerseits zum Teil aus mehreren Lauttypen bestehen. Die erste Gruppe, die *wa-Laute*, enthält vier verschiedene Lauttypen, welche sich anhand ihres Frequenzverlaufs unterscheiden. Sie sind die am einfachsten aufgebauten Laute und werden bereits von Gesangsbeginn an geäußert. *Wa-Laute* finden sich aber in jeder Gesangsphase wieder. Auch *H. lar* (Raemaekers *et al.*, 1984), *H. muelleri* und *H. agilis* (Haimoff, 1983) produzieren sehr ähnliche *wa-Laute*. Sie bilden auch bei diesen Arten den einfachsten Lauttyp, der sowohl zu Gesangsbeginn als auch in den späteren Phasen verwendet wird.

Die *wa-Laute* bilden den Hauptanteil aller Lauttypen im Männchengesang von *H. moloch*. Zu Gesangsbeginn werden ausschließlich *wa-Laute* benutzt. Dabei wird zunächst bis zu 90% der Lauttyp A verwendet. Im Verlauf der ersten 250 Laute (Einleitungsphase) nimmt dieser Anteil der A-Laute ständig ab und die Häufigkeit der C-Laute zu. Allerdings unterliegt der Anteil individuellen Schwankungen. Durchschnittlich werden aber zwischen 30 und 50% des restlichen Gesangs aus Lauten des Typs C gebildet.

Die Hauptgesangsphase des Silbergibbon-Männchens beginnt mit dem Auftauchen der Chevron-Laute. Diese werden nach etwa 250 Lauten in der Hauptgesangsphase zum ersten mal verwendet. Der Häufigkeit der verschiedenen Chevron-Varianten (E1 bis E7) steigt nicht über 15%. Die Verwendung der diversen Chevron-Laute unterliegt individuellen Unterschieden. Nicht jedes Tier produziert alle Chevron-Laute während seines Gesangs. Das Münchener Tier benutzt in keiner der hier ausgewerteten Aufnahmen den Lauttyp E4. Dafür favorisiert das Tier 1 aus Howletts (Aufnahme Howletts 1) diesen Lauttyp. Somit ist es bereits aufgrund diverser Vorlieben für bestimmte Lauttypen, insbesondere bestimmter Chevron-Laute, möglich, die Tiere individuell zu unterscheiden.

Die dritte und vierte Klasse der von *H. moloch* produzierten Laute spielen im Gesangsaufbau nur eine untergeordnete Rolle. Ihre relativen Anteile liegen umeist unter 5%.

Im Gegensatz zu den Männchengesängen anderer untersuchter Arten baut *H. moloch* keine stereotypen Strophen im Gesangsverlauf auf. Vielmehr zeichnen sich die Männchen durch eine hohe Variabilität innerhalb ihrer Strophen aus. Trotz allem scheinen die in dieser Arbeit untersuchten Individuen bevorzugte Lautfolgen in ihren Strophen zu verwenden. So benutzt das Münchner Tier die Lautreihenfolge C E C C C in den Strophen häufiger als jede andere Kombination. Dagegen favorisiert ein Silbergibbon-Männchen aus Howletts (Aufnahme Howletts 1) die Lautfolge C C C C in seinen Strophen und ein Tier aus Jakarta die Folge B B E C. Trotz aller individueller Unterschiede beginnen die Männchen ihre Strophen nahezu immer mit einem *wa*-Laut. Dabei sind die Lauttypen B und C die bevorzugten Strophen-Anfangslaute. Auch die von mir gehörten Freilandaufnahmen von Männchengesängen aus Linggo Asri (Zentraljava) folgen dieser Regel. Lediglich das von Kappeler in Ujung Kulon (Aufnahme Kalejetan) aufgenommene Männchen verhält sich untypisch: in dem kurzen Gesangsausschnitt werden fast ausschließlich Chevron-Laute benutzt, die zudem sehr häufig als Ein-Laut-Strophe geäußert werden. Allerdings handelt es sich bei diesem Männchen um ein "*unmated individual on the border between two territories*" (Kappeler, 1984c).

Eine deutlich bevorzugte Lautzahl der Strophe scheint es hingegen nicht zu geben. Die durchschnittliche Strophenlänge liegt in der Hauptgesangsphase oberhalb von 2 Lauten je Strophe. Der Wert kann aber auf bis zu durchschnittlich 5 Laute ansteigen. In der Einleitungsphase liegt die durchschnittliche Anzahl an Lauten pro Strophe dagegen meist unter 2 Lauten pro Strophe.

Im Vergleich dazu bauen *H. lar*, *H. klossii* und *H. leucogenys* ihre Strophen mit regelmäßigerem Muster auf, das im Gesangsverlauf oft wiederholt wird (Raemaekers *et al.*, 1984; Schilling, 1984; Tenaza, 1976; Whitten, 1980, 1982). Bei *H. lar* wird der Männchen-Sologesang als äußerst einfach beschrieben. Zu Beginn des Gesangs vokalisiert ein Weißhandgibbonmännchen abwechselnd verhaltene *oos* und *was*. Diese werden im Verlauf zu Strophen (*phrases*) gruppiert, wobei sogenannte *quaver wa-oos* miteingebaut werden. Am Ende der Aufbauphase produziert das Männchen sogenannte *quaver-phrases*, welche etwa alle 2 bis 3 Minuten wiederholt werden. Dazwischen werden *wa*-Laute vokalisiert (Raemaekers *et al.*, 1984). Bei *H. klossii* läßt sich der Männchengesang in vier Phasen einteilen. Zunächst werden nur *pipes* produziert; in der zweiten Phase werden diese mit *whoos* gemischt und in Phase drei gehen diese *whoos* in *whoops* über. Im letzten Abschnitt des Gesangs äußern Kloss-Gibbon-Männchen dann relativ stereotype Strophen mit einem typischen Triller (Whitten, 1980). Und auch für *H. leucogenys* werden nur drei Laut-"Elemente" beschrieben, die das Männchen in seinem Gesang alternierend verwendet (Schilling, 1984). Die Männchen dieser Arten sind in ihrer gesanglichen Aktivität offenbar weit weniger variabel als *H. moloch*. Zudem beteiligen sich die Männchen bei allen Gibbonarten auch an Duettgesängen mit den Weibchen. Ausnahmen machen hier lediglich *H. moloch* und *H. klossii*. Während allerdings Kloss-Gibbon-Männchen nahezu täglich singen (Whitten,

1982), singen die Silbergibbon-Männchen ausgesprochen selten (Geissmann & Nijmann, 1999, in press).

Gesang subadulter Männchen

Wie auch für andere Gibbonarten beschrieben, singen scheinbar auch subadulte Männchen von *H. moloch* Teile des *great calls* der Weibchen. Bei dem hier untersuchten Fall hat das subadulte Männchen den *great call* jedesmal vor dem Triller abortiert. Für die Arten aus der Schopfgibbongruppe ist das Phänomen bekannt, daß die subadulten Tiere beiderlei Geschlechts *great call* ähnliche Strophen produzieren (Geissmann, 1993). Erst mit der Geschlechtsreife wechseln die Tiere dann ihr gesangliches Repertoire in typischen Männchengesang. Aber auch von einem 3,5 Jahre alten Männchen von *H. agilis* wurden solche Weibchenstrophen gehört (Geissmann, 1993).

Durch die Vokalisation verkürzter Weibchenstrophen "maskieren" subadulten Männchen wahrscheinlich ihr eigentliches Geschlecht. Auch aufgrund der Fellfärbung kann man das Geschlecht der Jungtiere von *H. moloch* nicht identifizieren. Beim Jugendkleid fehlen die dunklen Abzeichen auf Brust und Scheitel, die bei den adulten Tieren auftreten können. Bei adulten Weibchen kommen diese dunkel gefärbten Areale häufiger und in ausgeprägterer Form vor als bei gefärbten adulten Männchen (Geissmann, 1993; eigene Beobachtungen). Daher ähneln die Jungtiere in ihrem Aussehen eher einem erwachsenen Männchen. Jungtiere von *H. moloch* geben so eine paradoxe Information bezüglich ihres Geschlechtes ab. Möglicherweise verringern sich durch diese Mechanismen die sexuelle Attraktivität junger Familienmitglieder. So könnte dieser Mechanismus Inzest innerhalb der Familiengruppen vermeiden helfen und dazu führen, daß die Jungtiere nicht als potentielle Konkurrenten betrachtet werden und somit länger in der Familiengruppe bleiben dürfen (Geissmann, 1993).

Funktion des Männchengesangs

Im Gegensatz zu den Weibchen singen die Männchen von *H. moloch* kaum. Neuere Studien im Freiland haben gezeigt, daß die Männchen etwa einmal pro Woche zumeist noch vor dem Morgengrauen singen (Geissmann & Nijmann, 1999, in press). Ihre Gesänge dauern länger als die der Weibchen. Während ein Weibchensolo kaum 15 Minuten dauert, kann ein Männchensolo 30 Minuten und manchmal mehr als eine Stunde anhalten.

Wie die Weibchensoli sind die Gesänge der Gibbonmännchen laut und weitreichend. Allgemein sind Männchengesänge in ihrem Strophenaufbau variabler als die der Weibchen (Mitani, 1988). Trotz allem folgt auch der Männchengesang gewissen Regeln.

Der Gesang ist ein wesentlicher Bestandteil des Verhaltensrepertoires der Gibbons. Ihm wurden bereits vielerlei Funktionen zugeschrieben, wobei allerdings die Verteidigung von Ressourcen (Territorium, Partner) sowie Partnersuche und die Festigung von Paarbindungen

die größten Rollen spielen dürften (Geissmann, 1993, 1995, in prep.; Haimoff, 1984; Leighton, 1987).

Traditionellerweise wird die Verteidigung des Territoriums als eine der Hauptfunktionen für den Männchengesang angeführt (Gittins, 1979; Mitani, 1992). Dies setzt aber eine regelmäßige Gesangstätigkeit voraus. Um anderen Individuen den exklusiven Anspruch auf ein Territorium akustisch anzuzeigen, muß diese Nachricht nahezu täglich vokalisiert werden. Männchen von *H. moloch* singen aber deutlich seltener. Demzufolge hat ihr Gesang wahrscheinlich keine territoriale Funktion. Selbst für regelmäßig singende Männchen zeigt Cowlshaw (1992), daß es keine signifikante Beziehungen zwischen der Häufigkeit Männchen-Sologesängen und territorialen Auseinandersetzungen. Dagegen scheint dieser Kontext mit den Weibchengesängen zu korrelieren. Dies bedeutet aber nicht, daß die Männchen nicht territorial veranlagt sind und ihr Gebiet nicht auch physisch verteidigen (Cowlshaw, 1992).

Die zweite Hauptfunktion, die den Männchengesängen zugeordnet wird, ist die Partnersuche, Partnerverteidigung und Festigung der Paarbindung. Aber auch in diesen Fällen müßte eine häufigere, regelmäßige gesangliche Aktivität vorliegen als sie bei *H. moloch* zu finden ist. Wären Informationen über Partnersuche Bestandteil des Gesangs, so wäre zudem zu erwarten, daß unverpaarte Männchen häufiger bzw. länger singen als verpaarte. Sollte der Gesang der Festigung der Paarbindung dienen, so müßte das verpaarte Männchen zusammen mit seinem Weibchen singen. Bei *H. moloch* sind aber keine Duettgesänge bekannt. Vielmehr scheinen die hier untersuchten Männchen ihre Gesänge sofort zu abortieren, wenn ein Weibchen zu singen beginnt. Mir selbst sind nur zwei Fälle bekannt, in denen überhaupt ein Silbergibbonmännchen gleichzeitig mit einem Weibchen vokalisierte. Jedoch hatten diese Rufe mehr den Charakter eines "Schreigesangs" denn eines Duettes. Solche "Schreigesänge" beschreibt Kappeler (1984c) auch aus dem Freiland und bezeichnet sie als "*border conflict call bouts*".

Für *H. moloch*-Männchen scheint keiner der postulierten Gesangsfunktionen richtig zuzutreffen. Es ist schwierig, für ein so selten auftretendes Ereignis überhaupt eine sinnvolle Erklärung zu finden. Vielleicht würden Playback-Experimente weitere Aufschlüsse über die Funktionen des Männchengesangs bei *H. moloch* erbringen.

Zusammenfassung

Im Gegensatz zu fast allen anderen Gibbonarten produziert *H. moloch* keine Duette, sondern nur Sologesänge. Dabei singen die Männchen nur etwa einmal pro Woche. Die Gesänge werden bevorzugt vor dem Morgengrauen ausgestoßen. Dabei werden keine stereotypen Strophen produziert, wie es bei Weibchen der Fall ist. Männchengesänge zeichnen sich durch eine größere Variabilität als die der Weibchen aus.

In der hier vorliegenden Arbeit wurden mehrere auf Tonband aufgezeichnete Männchengesänge (darunter auch eine Freilandaufnahme) von *H. moloch* ausgewertet.

Zunächst wurden die einzelnen Laute der Gesänge aufgrund von strukturellen Unterschieden (Frequenzverlauf) klassifiziert. Dabei ließen sich die Laute in vier übergeordnete Gruppen einteilen.

Zur ersten Gruppe von Lauten, den sogenannten *wa-Lauten*, gehören vier Lauttypen (A, B, C, D). Sie sind alle von ansteigender Frequenz. Dabei zeigt Lauttyp A die kleinste Frequenzmodulation, Lauttyp C die größte. Mit Ausnahme von Lauttyp D liegen die Anfangsfrequenzen dieser Lauttypen unterhalb von 0,70 kHz.

Die zweite Gruppe beinhaltet die sogenannten Chevron-Laute. Diese zeichnen sich durch einen im Sonagramm chevronförmigen Hauptabschnitt aus. Sie unterscheiden sich vor allem in der Präsenz und im Frequenzverlauf des Endabschnittes. Dadurch lassen sich sieben Lauttypen (E1 bis E7) unterscheiden. In der dritten Gruppe befinden sich die besonders variablen restlichen Laute, die beim Ausatmen erzeugt werden und die wenige Gemeinsamkeiten besitzen. Die vierte Gruppe umfaßt die Inspirationslaute.

Die *wa*-Laute kommen im Männchengesang von *H. moloch* am häufigsten vor. Sie bilden das Hauptgerüst des Gesangs. Zu Gesangsbeginn wird von allen hier ausgewerteten Tieren der Lauttyp A am häufigsten benutzt. Innerhalb der ersten 250 bis 300 Laute des Gesangs sinkt sein Anteil auf unter 20% und die Häufigkeit des Lauttyp C steigt an. Danach ist C der dominierende Lauttyp im Männchengesang. Der Anteil der übrigen Lauttypen ist nicht größer als maximal 15%. Trotzdem sind es die Chevron-Laute, die einen Männchengesang charakterisieren. Im Weibchengesang treten Chevron-Laute kaum auf. Chevrons treten ebenfalls erst auf, nachdem der Anteil der A-Laute abgesunken ist. Die Art und Häufigkeit der einzelnen Chevronlaute ist bei den Silbergibbons individuell sehr verschieden.

Aufgrund der unterschiedlichen Lauthäufigkeiten läßt sich der Männchengesang in zwei Abschnitte unterteilen: eine Einleitungsphase (in der die A-Laute besonders häufig, die C-Laute selten und die Chevron-Laute gar nicht auftreten) und eine Hauptgesangsphase (Chevron-Laute werden produziert). Erst in letzterer treten die typischen Männchenstrophen in voller Ausprägung auf.

Als Interstrophen-Intervall wurde hier ein einheitlicher Wert von 0,75 Sekunden bestimmt.

Die Gesangsmotivation der Tiere wurde im Gesangsverlauf mithilfe des Parameters "Anzahl Laute pro Strophe" geschätzt. Die Gesangsmotivation steigt in der Einleitungsphase schnell an. Im Hauptgesangsteil kann sie stark fluktuieren, bleibt aber bei Werten von über 2 Lauten je Strophe und liegt somit oberhalb der Motivation in der Einleitungsphase.

Der Strophenaufbau ist stark variabel, scheint sich aber bei den einzelnen Individuen zu unterscheiden. In der Lautreihenfolge ihrer Strophen zeigen sich individuelle Vorlieben. Allgemein gilt, daß die Strophen immer mit einem *wa*-Laut beginnen, am Häufigsten mit einem Lauttyp C.

Ein subadultes Männchen von *H. moloch* produzierte keine Männchenstrophen, sondern abortierte Weibchenstrophen. Dieses auch bei anderen jungen Gibbonmännchen beobachtete Phänomen dient möglicherweise dazu, das eigentliche Geschlecht zu maskieren, um so länger in der Familiengruppen bleiben zu können.

Danksagung

Zunächst möchte ich mich bei Frau Prof. Elke Zimmermann für die Zulassung des Themas und bei Herrn Prof. Stephan Steinlechner für die Übernahme des Koreferates bedanken.

Desweiteren danke ich Dr. Markus Kappeler, der mir für diese Arbeit seine Tonaufnahmen zur Verfügung gestellt hat.

Mein besonderer Dank gilt Dr. Thomas Geissmann, der mir nicht nur dieses Thema sondern auch seine Tonaufnahmen und Notizen zur Verfügung gestellt hat. Während der ganzen Zeit habe ich eine hervorragende Betreuung durch ihn erfahren. Ich danke ihm für seine vielen Hilfestellungen und Anregungen, die ich jederzeit von ihm bekommen konnte.

Danken möchte ich auch den Mitarbeitern von Howletts Zoo Park, Bekesbourne, England. Dort gilt mein besonderer Dank Ernie Thetford, der mich während meines Aufenthaltes dort nach allen Kräften unterstützt hat.

Ebenfalls möchte ich mich bei Robert Dallmann bedanken. Er hat sich die Zeit genommen, dies Manuskript von Fehlern zu befreien und stand mir stets mit Rat und Tat zur Seite.

Danken möchte ich auch allen meinen Freunden und Bekannten, die mich besonders in der Endphase meiner Arbeit mit ihrem Verständnis unterstützt haben. Dabei möchte ich besonders Jörg Bohlen danken, der mir in Zeiten der Not alle Verpflichtungen abgenommen und damit zur Aufrechterhaltung meines seelischen Gleichgewichtes beigetragen hat.

Zum Schluß möchte ich mich noch bei meinen Eltern bedanken, durch die dieses Studium überhaupt erst möglich war. Sie haben mich nach besten Kräften finanziell und mit Lebensmittelspenden durch das Studium geholfen und auch in schlechten Zeiten nie an meinen Fähigkeiten gezweifelt.

Literatur

- Brockelman, W. Y. & Srikosamatara, S. (1984). Maintenance and evolution of social structure in gibbons. — In: The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman & N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, p. 298-323.
- Charif, RA.; Mitchell, S.; Clark, C.W. (1995). Canary 1.2 user's manual. — Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, New York.
- Chivers, D. J. (1977). The lesser apes. — In: Primate conservation (Prince Rainier III of Monaco & G. H. Bourne, eds.). Academic Press, New York, p. 539-598.
- Chivers, D. J. (1984). Feeding and ranging in gibbons: A summary. — In: The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman & N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, p. 267-281.
- Cowlshaw, G. (1992). Song function in gibbons. — Behaviour 121, p. 131-153.
- Creel, N. & Preuschoft, H. (1984). Systematics of the lesser apes: A quantitative taxonomic analysis of craniometric and other variables. — In: The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman & N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, p. 562-613.
- Dallmann, R. (1999). Die Gesangsvariabilität beim Silbergibbon (*Hylobates moloch*). — Unpublizierte Staatsexamensarbeit, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover.
- Fleagle, J. G. (1999). Primate adaption & evolution. Second edition — San Diego and New York, Academic Press.
- Geissmann, T. (1993). Evolution of communication in gibbons (Hylobatidae). — Ph.D. thesis, Anthropological Institute, Philosoph. Faculty II, Zürich University.
- Geissmann, T. (1995). Gibbon systematics and species identification. — International Zoo News 42, p. 467-501.
- Geissmann, T. (1999). Duett songs of the siamang, *Hylobates syndactylus*: II. Testing the pair-bonding hypothesis during a partner exchange. — In Behaviour 136, p. 1005-1039.
- Geissmann, T. (2000). Gibbon songs and human music in an evolutionary perspective. — In: The origins of music (N. L. Wallin, B. Merker & S. Brown, eds.). MIT Press, Cambridge, Massachusetts, p. 103-123.
- Geissmann, T. (in prep.). Duett-splitting and the evolution of gibbon songs. — International Journal of Primatology (Manuscript submitted).

- Geissmann, T. & Nijman, V. (1999). Singing behavior of the silvery gibbon (*Hylobates moloch*) in Central Java — Primate Report 54, p. 18-19 (Abstract only).
- Geissmann, T. & Nijman, V. (in press). Do male silvery gibbons have anything to say? – Haben männliche Silbergibbons etwas zu sagen? — Folia Primatologica, in press (Abstract only).
- Gittins, S. P. (1979). The behaviour and ecology of the agile gibbon (*Hylobates agilis*). — Ph.D. thesis, University of Cambridge.
- Groves, C. P. (1972). Systematics and phylogeny of gibbons. — In: Gibbon and siamang, vol. 1 (D. M. Rumbaugh, ed.). Karger, Basel and New York, p. 1-89.
- Haimoff, E. H. (1983). Gibbon songs: An acoustical, organizational, and behavioural analysis. — Ph.D. diss., University of Cambridge.
- Haimoff, E. H. (1984). Acoustic and organizational features of gibbon songs. — In: The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman & N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, p. 333-353.
- Haimoff, E. H., Gittins, S. P., Whitten, A. J. & Chivers, D. J. (1984). A phylogeny and classification of gibbons based on morphology and ethology. — In: The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman & N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, p. 614-632.
- IUCN Species Survival Commission (1996). 1996 IUCN red list of threatened animals. — IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources), Gland, Switzerland.
- Kappeler, M. (1981). The Javan silvery gibbon (*Hylobates lar moloch*). — Ph.D. thesis, Philosophisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Universität Basel.
- Kappeler, M. (1984a). The gibbon in Java. — In: The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman & N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, p. 19-31.
- Kappeler, M. (1984b). Diet and feeding behaviour of the moloch gibbon. — In: The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman & N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, p. 228-241.
- Kappeler, M. (1984c). Vocal bouts and territorial maintenance in the moloch gibbon. — In: The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman & N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, p. 376-389.
- Leighton, D. R. (1987). Gibbons: Territoriality and monogamy. — In: Primate societies (B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham & T. T. Struhsaker, eds.). University of Chicago Press, Chicago and London, p. 135-145.

- MacKinnon, K. (1987). Conservation status of primates in Malesia, with special reference to Indonesia. — *Primate Conservation* 8, p. 175-183.
- Marshall, J. T. & Marshall, E. R. (1976). Gibbons and their territorial songs. — *Science* 193, p. 235-237.
- Marshall, J. T. & Sugardjito, J. (1986). Gibbon systematics. — In: *Comparative primate biology, vol. 1: Systematics, evolution, and anatomy* (D. R. Swindler & J. Erwin, eds.). Alan R. Liss, New York, p. 137-185
- Marshall, J. T., Sugardjito, J. & Markaya, M. (1984). Gibbons of the lar group: Relationships based on voice. — In: *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman & N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, p. 533-541.
- Mitani, J. C. (1992). Singing behavior of male gibbons: Field observations and experiments. — In: *Topics in primatology, vol. 1: Human origins* (T. Nishida, W. C. McGrew, P. Marler, M. Pickford & F. B. M. deWaal, eds.). University of Tokyo Press, Tokyo, p. 199-210.
- Palombit, R. A. (1997). Inter- and intraspecific variation in the diets of sympatric siamang (*Hylobates syndactylus*) and lar gibbons (*Hylobates lar*). — *Folia Primatologica* 68, p. 321-337.
- Raemaekers, J. J., Raemaekers, P. M. & Haimoff, E. H. (1984). Loud calls of the gibbon (*Hylobates lar*): Repertoire, organization and context. — *Behaviour* 91, p. 146-189.
- Schilling, D. (1984). Song bouts and duetting in the concolor gibbon. — In: *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman & N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, p. 390-403.
- Siegel, S. & Castellan, N. J. Jr. (1988). *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. — McGraw-Hill Book Company, New York
- Tenaza, R. R. (1976). Songs, choruses and countersinging among Kloss' gibbons (*Hylobates klossii*) in Siberut island, Indonesia. — *Zeitschrift für Tierpsychologie* 40, p. 37-52.
- Whitten, A. J. (1980). *The Kloss gibbon in Siberut rain forest*. — Ph.D. thesis, Sub-Department of Veterinary Anatomy, University of Cambridge.
- Whitten, T. (1982). The ecology of singing in Kloss gibbons (*Hylobates klossii*) on Siberut Island, Indonesia. — *International Journal of Primatology* 3, p. 33-51.
- Whitten, A. J. (1984). The trilling handicap in Kloss gibbons. — In: *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (H. Preuschoft, D. J. Chivers, W. Y. Brockelman & N. Creel, eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh, p. 416-419.

Anhänge

Anhang A

Die folgenden Tabellen beinhalten die Vermessungsdaten der Lauttypen. Jede Tabelle repräsentiert ein Individuum. Vermessen wurden Anfangsfrequenz, Endfrequenz, maximale Frequenz und minimale Frequenz des Lautes. Von jedem Individuum wurden, wenn möglich, drei Laute pro Lauttyp ausgemessen.

Tabelle A1. Einzelwerte und Mediane der Parameter Dauer, Anfangs-, Endfrequenz, maximale und minimale Frequenz bei dem Tier Howletts 1; Zeitangaben sind in Sekunden, Frequenzen in kHz angegeben

Lauttyp	Dauer	Anfangs- frequenz	End- frequenz	Minimale Frequenz	Maximale Frequenz
A	0,212	0,668	0,847	0,668	0,847
	0,280	0,668	0,870	0,668	0,882
	0,251	0,664	0,870	0,664	0,894
Median	0,251	0,668	0,870	0,668	0,882
B	0,241	0,656	1,169	0,656	1,169
	0,231	0,608	1,025	0,608	1,025
	0,222	0,632	1,109	0,632	1,133
Median	0,231	0,632	1,109	0,632	1,133
C	0,300	0,700	1,351	0,682	1,389
	0,290	0,613	1,265	0,600	1,304
	0,240	0,635	1,341	0,635	1,341
Median	0,290	0,635	1,341	0,635	1,341
D	0,260	0,751	1,264	0,751	1,288
	0,318	0,715	1,025	0,715	1,025
	0,280	0,739	1,336	0,736	1,371
Median	0,280	0,739	1,264	0,736	1,288
E1	0,366	0,835	0,823	0,799	0,978
	0,568	0,758	0,581	0,581	0,934
	0,465	0,816	0,737	0,737	0,952
Median	0,465	0,816	0,737	0,737	0,952
E2	0,715	0,579	0,632	0,579	0,756
	0,332	0,805	0,763	0,805	1,092
	0,454	0,813	0,776	0,776	1,010
Median	0,454	0,805	0,763	0,776	1,010
E3	0,711	0,581	0,618	0,581	0,758
	1,096	0,903	0,692	0,586	1,067
	0,822	0,685	0,647	0,647	1,078
Median	0,822	0,685	0,647	0,586	1,067
E4	0,749	0,860	0,570	0,570	1,174
	0,677	0,653	0,582	0,582	1,187
	0,677	0,902	0,748	0,748	1,223
Median	0,677	0,860	0,582	0,582	1,187
E5	0,649	0,611	0,922	0,611	1,970
	0,757	0,659	0,922	0,635	0,982
	0,541	0,623	1,353	0,623	1,353
Median	0,649	0,623	0,922	0,623	1,353
E6	0,685	0,754	1,174	0,754	1,341
	0,817	0,646	0,581	0,581	0,974
	0,608	0,621	0,723	0,621	1,015
Median	0,685	0,646	0,723	0,621	1,015

Fortsetzung Tabelle A1

Lauttyp	Dauer	Anfangs- frequenz	End- frequenz	Minimale Frequenz	Maximale Frequenz
E7	0,729	0,704	0,587	0,587	0,900
	0,626	0,740	0,618	0,616	0,964
	0,611	0,645	0,574	0,574	0,879
Median	0,626	0,704	0,587	0,587	0,900
F	0,395	0,668	0,572	0,572	0,680
	0,414	0,763	0,751	0,704	0,799
	0,504	0,600	0,443	0,443	0,600
Median	0,414	0,668	0,572	0,572	0,680
G	1,147	0,593	0,442	0,442	0,833
	1,961	0,644	0,606	0,543	0,884
	1,792	0,600	0,443	0,417	0,691
Median	1,792	0,600	0,443	0,442	0,833
H	0,333	0,797	0,653	0,653	0,864
	0,150	0,762	0,727	0,727	0,809
	0,160	0,774	0,633	0,633	0,868
Median	0,160	0,774	0,653	0,653	0,864

Tabelle A2. Einzelwerte und Mediane der Parameter Dauer, Anfangs-, Endfrequenz, maximale und minimale Frequenz bei dem Tier Howletts 2; Zeitangaben sind in Sekunden, Frequenzen in kHz angegeben

Lauttyp	Dauer	Anfangs- frequenz	End- frequenz	Minimale Frequenz	Maximale Frequenz
A	0,151	0,653	0,799	0,653	0,799
	0,173	0,664	0,784	0,664	0,784
	0,410	0,664	0,935	0,664	0,935
Median	0,173	0,664	0,799	0,664	0,799
B	0,307	0,700	1,179	0,700	1,233
	0,271	0,660	1,179	0,660	1,179
	0,307	0,692	1,233	0,692	1,233
Median	0,307	0,692	1,179	0,692	1,233
C	0,485	0,694	1,237	0,694	1,357
	0,325	0,692	1,309	0,692	1,374
	0,307	0,700	1,514	0,700	1,514
Median	0,325	0,694	1,327	0,694	1,374
D	0,142	0,866	1,024	0,866	1,024
	0,177	0,734	1,021	0,734	1,021
	0,221	0,777	0,992	0,777	0,992
Median	0,177	0,777	1,021	0,777	1,021
E1	0,343	0,734	0,604	0,604	0,949
	0,399	0,649	0,664	0,649	0,890
	0,325	0,757	0,844	0,757	0,963
Median	0,343	0,734	0,664	0,649	0,949
E2	0,470	0,735	0,779	0,735	1,709
	0,687	0,789	0,681	0,681	2,001
Median	0,5785	0,762	0,730	0,708	1,855
E3	0,832	0,746	0,876	0,746	1,849
	0,705	0,779	0,692	0,692	1,990
	0,669	0,703	1,082	0,703	1,622
Median	0,705	0,746	0,692	0,703	1,849
E4	Lauttyp nicht vokalisiert				
E5	Lauttyp nicht vokalisiert				
E6	Lauttyp nicht vokalisiert				
E7	0,564	0,748	0,633	0,633	1,079
	Median	0,564	0,748	0,633	0,633
F	Laut nicht vokalisiert				
G	1,465	0,768	0,844	0,671	1,579
	Median	1,465	0,768	0,844	0,671
H	0,404	0,973	0,714	0,714	0,973
	0,335	1,094	0,864	0,864	1,182
	0,355	1,010	0,710	0,710	1,010
Median	0,355	1,010	0,714	0,714	1,010

Tabelle A3. Einzelwerte und Mediane der Parameter Dauer, Anfangs-, Endfrequenz, maximale und minimale Frequenz bei dem Tier München; Zeitangaben sind in Sekunden, Frequenzen in kHz angegeben

Lauttyp	Dauer	Anfangs- frequenz	End- frequenz	Minimale Frequenz	Maximale Frequenz
A	0,179	0,589	0,777	0,589	0,824
	0,189	0,648	0,883	0,648	0,883
	0,179	0,7	0,907	0,7	0,918
Median	0,179	0,648	0,883	0,648	0,883
B	0,255	0,7	1,187	0,7	1,238
	0,287	0,67	1,207	0,67	1,278
	0,255	0,68	1,258	0,68	1,278
Median	0,255	0,68	1,207	0,68	1,278
C	0,287	0,7	1,289	0,7	1,349
	0,276	0,7	1,492	0,71	1,522
	0,297	0,67	1,238	0,67	1,349
Median	0,287	0,7	1,289	0,7	1,349
D	0,231	0,742	0,824	0,73	0,875
	0,222	0,786	0,881	0,786	0,945
	0,29	0,761	0,982	0,761	1,147
Median	0,231	0,761	0,881	0,761	0,945
E1	0,722	0,731	0,67	0,67	0,994
	0,56	0,665	0,635	0,635	0,917
	0,484	0,735	0,645	0,645	0,999
Median	0,56	0,731	0,645	0,645	0,994
E2	0,531	0,731	0,72	0,72	1,157
	0,435	0,741	0,71	0,71	1,207
	0,382	0,69	0,71	0,69	1,157
Median	0,435	0,731	0,71	0,71	1,157
E3	0,849	0,7	0,822	0,7	1,299
	0,796	0,761	0,781	0,741	1,299
	0,87	0,761	0,822	0,761	1,289
Median	0,849	0,761	0,822	0,741	1,299
E4	0,616	0,68	0,741	0,68	0,994
	0,707	0,706	0,801	0,706	1,33
	0,726	0,683	0,801	0,683	1,345
Median	0,707	0,683	0,801	0,683	1,33
E5	Lauttyp nicht vokalisiert				
E6	0,617	0,625	0,725	0,625	1,078
	0,779	0,725	0,836	0,725	1,299
	0,703	0,705	0,826	0,705	1,38
Median	0,703	0,705	0,826	0,705	1,299

Fortsetzung Tabelle A3

Lauttyp	Dauer	Anfangs- frequenz	End- frequenz	Minimale Frequenz	Maximale Frequenz
E7	0,607	0,753	0,718	0,706	0,954
	0,518	0,824	0,753	0,753	0,977
	0,475	0,836	0,695	0,695	1,078
Median	0,518	0,824	0,718	0,706	0,977
F	0,782	0,765	0,683	0,683	0,883
	0,339	0,765	0,777	0,765	0,895
	0,912	0,715	0,735	0,705	0,826
Median	0,782	0,765	0,735	0,705	0,883
G	Lauttyp nicht vokalisiert				
H	0,179	1,114	1,114	1,114	1,325
	0,242	0,884	0,847	0,847	1,105
	0,209	1,031	0,718	0,718	1,031
Median	0,209	1,031	0,847	0,847	1,105

Tabelle A4. Einzelwerte und Mediane der Parameter Dauer, Anfangs-, Endfrequenz, maximale und minimale Frequenz bei dem Tier Jakarta; Zeitangaben sind in Sekunden, Frequenzen in kHz angegeben

Lauttyp	Dauer	Anfangs- frequenz	End- frequenz	Minimale Frequenz	Maximale Frequenz
A	0,305	0,607	0,904	0,607	0,904
	0,296	0,551	0,794	0,551	0,794
	0,322	0,585	0,96	0,585	0,96
Median	0,305	0,585	0,904	0,585	0,904
B	0,313	0,585	1,026	0,585	1,026
	0,305	0,629	1,202	0,629	1,202
	0,322	0,562	1,235	0,562	1,235
Median	0,313	0,585	1,202	0,585	1,202
C	0,322	0,64	1,07	0,64	1,334
	0,296	0,607	1,213	0,607	1,301
	0,332	0,537	1,211	0,537	1,309
Median	0,322	0,607	1,211	0,607	1,309
D	0,374	0,805	1,147	0,805	1,147
	0,279	0,728	0,971	0,728	1,048
	0,321	0,714	1,017	0,714	1,136
Median	0,321	0,728	1,017	0,728	1,136
E1	0,383	0,706	0,736	0,706	0,971
	0,584	0,736	0,728	0,706	0,937
	0,449	0,627	0,746	0,627	1
Median	0,449	0,706	0,736	0,706	0,971
E2	0,444	0,827	0,651	0,651	1,092
	0,461	0,805	0,607	0,607	1,103
	0,566	0,695	0,629	0,629	1,092
Median	0,461	0,805	0,629	0,629	1,092
E3	0,696	0,673	0,893	0,673	1,114
	0,775	0,629	0,794	0,629	1,147
	1,027	0,692	0,757	0,66	1,092
Median	0,775	0,673	0,794	0,66	1,114
E4	0,653	0,618	0,684	0,618	1,125
	0,914	0,728	0,684	0,64	1,015
	0,634	0,663	0,759	0,663	1,037
Median	0,653	0,663	0,684	0,64	1,037
E5	Lauttyp nicht vokalisiert				
E6	0,818	0,596	0,827	0,596	1,224
	0,809	0,551	0,695	0,551	1,015
	0,914	0,694	0,838	0,694	1,092
Median	0,818	0,596	0,827	0,596	1,092

Fortsetzung Tabelle A4

Lauttyp	Dauer	Anfangs- frequenz	End- frequenz	Minimale Frequenz	Maximale Frequenz
E7	0,627	0,662	0,64	0,64	1,092
	0,635	0,629	0,728	0,629	1,158
	0,77	0,573	0,53	0,53	1,082
Median	0,635	0,629	0,64	0,629	1,092
F	0,708	0,802	0,77	0,706	0,866
	0,746	0,674	0,695	0,674	0,845
	0,895	0,628	0,578	0,578	0,777
Median	0,746	0,674	0,695	0,674	0,845
G	1,601	0,684	0,688	0,684	1,015
	1,391	0,703	0,714	0,703	1,19
	1,379	0,599	0,866	0,599	1,208
Median	1,391	0,684	0,714	0,684	1,19
H	0,274	1,046	0,818	0,818	1,155
	0,241	0,801	0,829	0,801	1,054
	0,210	1,063	0,764	0,764	1,140
Median	0,241	1,046	0,818	0,801	1,140

Tabelle A5. Einzelwerte und Mediane der Parameter Dauer, Anfangs-, Endfrequenz, maximale und minimale Frequenz bei dem Tier Kalejetan; Zeitangaben sind in Sekunden, Frequenzen in kHz angegeben

Lauttyp	Dauer	Anfangs- frequenz	End- frequenz	Minimale Frequenz	Maximale Frequenz
A	0,269	0,577	0,962	0,577	0,991
	0,303	0,597	0,924	0,597	0,943
	0,258	0,616	0,789	0,616	0,827
Median	0,269	0,597	0,924	0,597	0,943
B	0,363	0,539	1,087	0,539	1,135
	0,328	0,664	1,058	0,664	1,097
	0,386	0,645	1,01	0,645	1,01
Median	0,363	0,645	1,058	0,645	1,097
C	Lauttyp nicht vokalisiert				
D	Lauttyp nicht vokalisiert				
E1	0,597	0,587	0,587	0,587	0,962
	0,562	0,529	0,539	0,529	0,953
	0,667	0,568	0,52	0,52	0,904
Median	0,597	0,568	0,539	0,529	0,953
E2	0,609	0,558	0,558	0,558	1,058
	0,62	0,664	0,683	0,664	1,145
	0,503	0,597	0,654	0,597	1,138
Median	0,609	0,597	0,654	0,597	1,138
E3	0,878	0,558	0,558	0,558	1,126
	0,972	0,587	0,616	0,587	1,193
	0,866	0,597	0,722	0,577	1,106
Median	0,878	0,587	0,616	0,577	1,126
E4	1,054	0,606	0,597	0,587	1,347
	1,007	0,625	0,587	0,568	1,049
	1,071	0,607	0,534	0,534	1,286
Median	1,054	0,607	0,587	0,568	1,286
E5	0,765	0,643	1,043	0,643	1,043
Median	0,765	0,643	1,043	0,643	1,043
E6	Lauttyp nicht vokalisiert				
E7	0,761	0,568	0,539	0,539	1,087
	0,761	0,51	0,597	0,51	1,087
	0,527	0,568	0,635	0,568	0,981
Median	0,761	0,568	0,597	0,539	1,087
F	Lauttyp nicht vokalisiert				
G	Lauttyp nicht vokalisiert				
H	0,335	0,710	0,577	0,577	0,794
	Median	0,335	0,710	0,577	0,577

Anhang B

Die folgenden Tabellen listen die absoluten Häufigkeiten der Strophen mit unterschiedlicher Lautzahl in jeder "50-Laut-Sequenz". Jede Tabelle repräsentiert einen Gesang.

Tabelle B1. Absolute Häufigkeiten der Strophen mit unterschiedlicher Lautzahl in jeder "50-Laut-Sequenz" des Gesangs "Howletts 1". Die letzte Spalte gibt die durchschnittliche Lautzahl pro Strophe an.

Abschnitt im Gesang	Lautzahl einer Strophe													durchschnittl. Lautzahl
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1 bis 51	17	13	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,53
52 bis 103	14	8	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1,89
104 bis 154	6	1	1	1	4	3	0	0	0	0	0	0	0	3,31
155 bis 205	4	1	5	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	3,4
206 bis 254	5	2	6	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2,78
255 bis 304	7	5	1	4	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2,58
305 bis 355	11	3	2	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	2,38
356 bis 405	7	8	3	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	2,33
406 bis 458	10	4	5	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2,3
459 bis 507	14	13	2	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2,09
508 bis 557	8	12	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,96
558 bis 607	5	5	5	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2,58
608 bis 656	6	7	2	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	2,58
657 bis 705	2	4	3	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	3,77
706 bis 760	5	5	2	4	1	0	1	1	0	0	0	0	0	3,00
761 bis 811	4	2	4	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	3,19
812 bis 862	4	4	3	2	0	2	1	0	0	0	0	0	0	3,00
863 bis 912	2	1	5	2	1	0	0	3	0	0	0	0	0	4,00
913 bis 962	1	6	1	1	2	2	0	1	0	0	0	0	0	3,57
963 bis 1011	5	8	4	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2,38
1012 bis 1059	9	6	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2,4
1060 bis 1109	6	2	3	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2,73
1110 bis 1159	6	6	0	0	2	2	0	0	1	0	0	0	0	2,88

Tabelle B4. Absolute Häufigkeiten der Strophen mit unterschiedlicher Lautzahl in jeder "50-Laut-Sequenz" des Gesangs "München C". Die letzte Spalte gibt die durchschnittliche Lautzahl pro Strophe an.

Abschnitt im Gesang	Lautzahl einer Strophe													durchschnittl. Länge
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1 bis 50	25	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,30
51 bis 100	23	9	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,38
101 bis 150	16	3	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1,96
151 bis 200	15	6	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	2,00
201 bis 250	4	3	2	4	0	1	0	0	0	1	0	0	0	3,20
251 bis 299	8	4	2	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	2,68
300 bis 349	7	2	3	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	2,60
350 bis 401	6	4	3	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2,58
402 bis 452	10	6	7	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2,00
453 bis 502	8	6	2	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2,18
503 bis 553	4	4	4	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	3,13
554 bis 605	3	3	1	1	0	4	0	1	0	0	0	0	0	3,69
606 bis 655	4	5	2	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	3,00
656 bis 705	4	3	2	3	1	0	1	1	0	0	0	0	0	3,20
706 bis 758	0	4	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	5,00
759 bis 805	5	1	2	2	3	0	1	0	0	0	0	0	0	3,07
806 bis 856	1	0	2	1	2	2	0	1	0	0	0	0	0	4,56
857 bis 906	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	5,43
907 bis 950	7	2	2	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2,47

Tabelle B5. Absolute Häufigkeiten der Strophen mit unterschiedlicher Lautzahl in jeder "50-Laut-Sequenz" des Gesangs "Jakarta A". Die letzte Spalte gibt die durchschnittliche Lautzahl pro Strophe an.

Abschnitt im Gesang	Lautzahl einer Strophe													durchschnittl. Länge
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1 bis 52	7	3	3	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	2,88
53 bis 102	5	3	3	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	3,27
103 bis 152	8	9	1	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2,41
153 bis 200	5	2	5	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	3,38
201 bis 251	6	5	3	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	2,74
252 bis 302	11	3	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2,35
303 bis 354	5	7	6	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	3,05
355 bis 401	5	3	0	2	0	0	1	0	1	0	0	0	1	3,69
402 bis 450	5	5	0	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0	3,07
451 bis 501	7	3	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	3,00
502 bis 553	5	6	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	2,87
554 bis 606	6	6	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	2,94
607 bis 658	4	6	2	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0	2,94

Anhang C

In den folgenden Abbildungen ist die Entwicklung der Lauttypen während des Gesangsverlaufs dargestellt. Jeder Gesang ist auf einer eigenen Abbildung dargestellt.

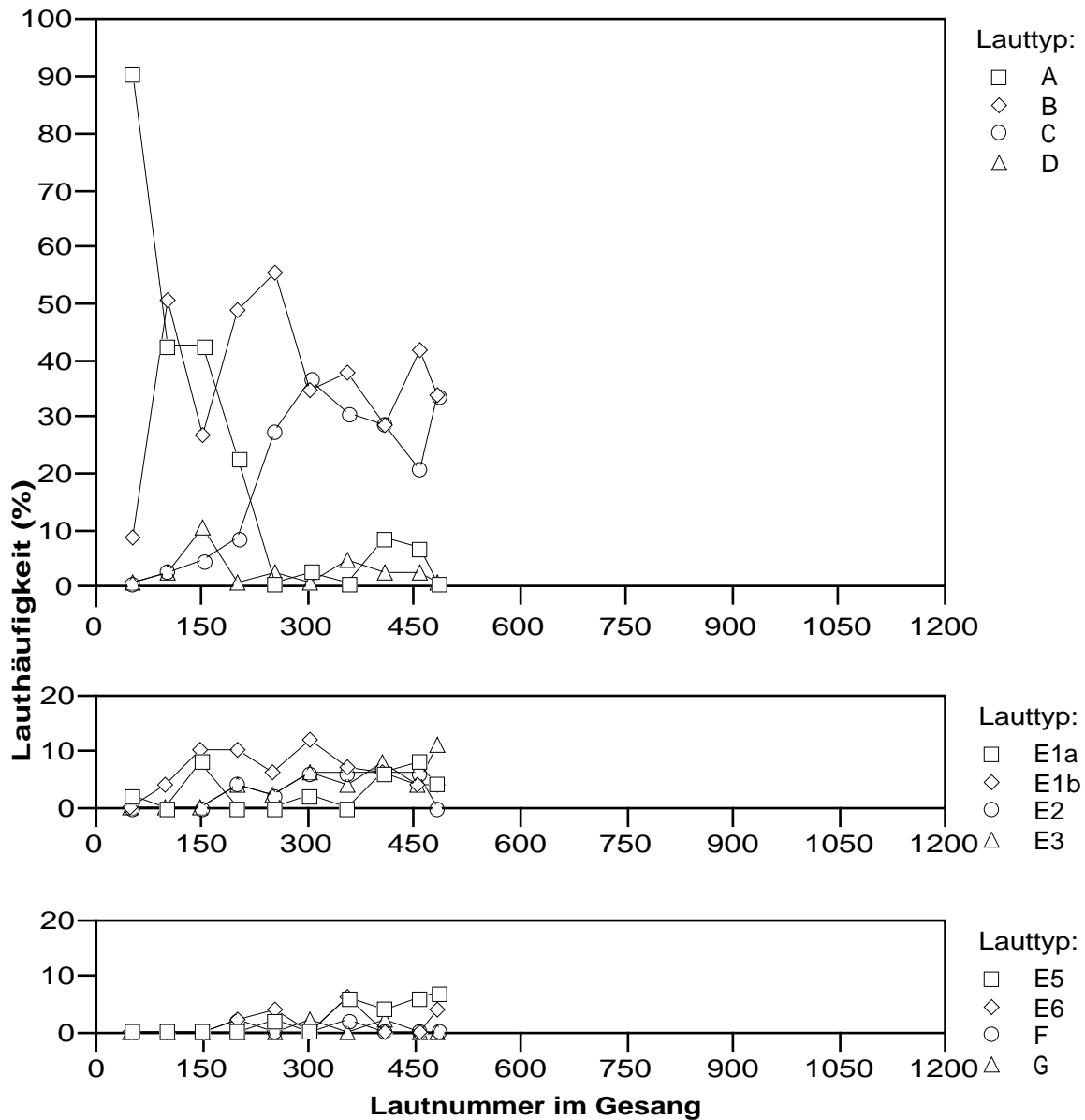


Abbildung C1. Lautverteilung im Gesangsverlauf der Aufnahme München A

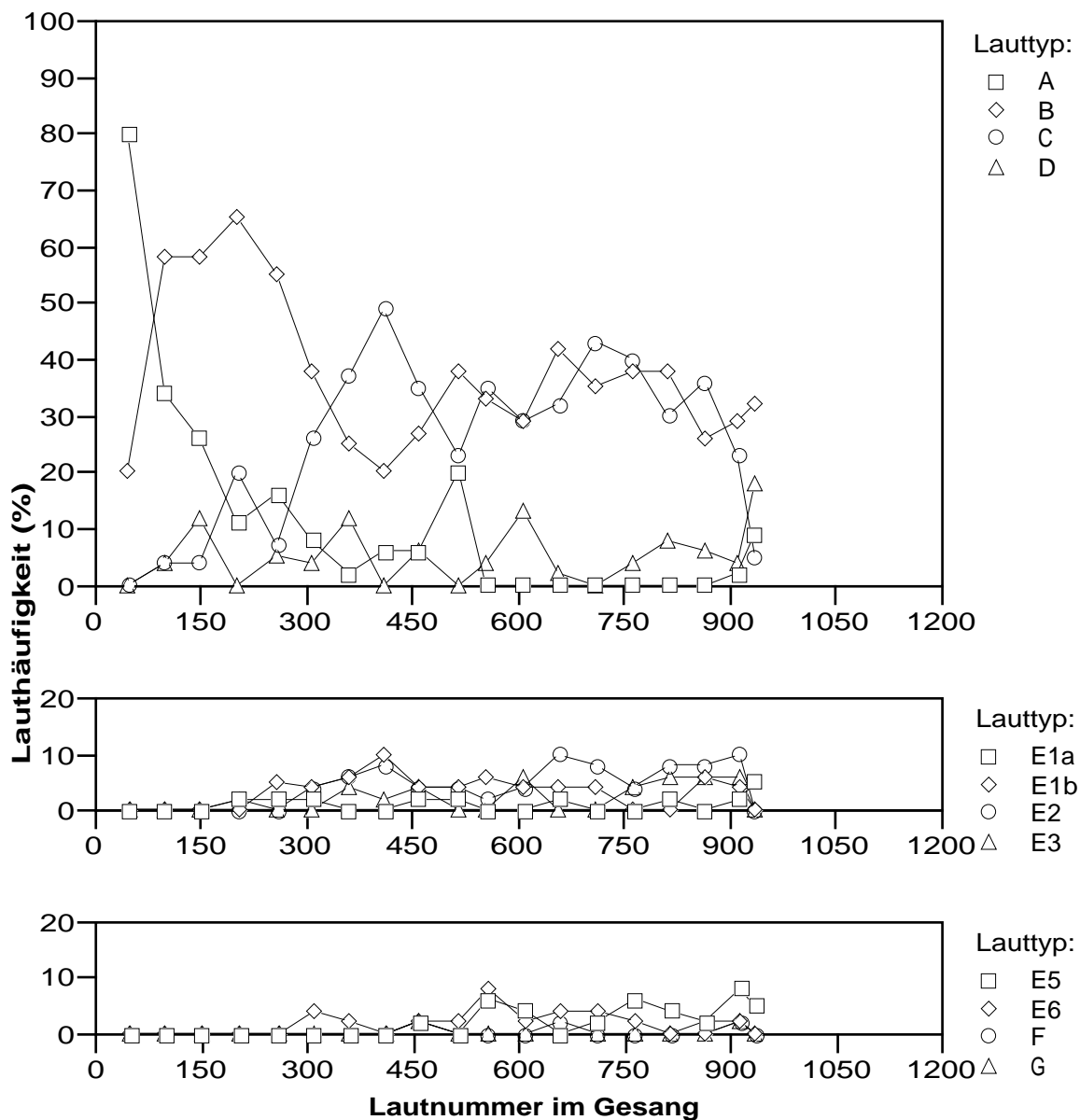


Abbildung C2. Lautverteilung im Gesangsverlauf der Aufnahme München B

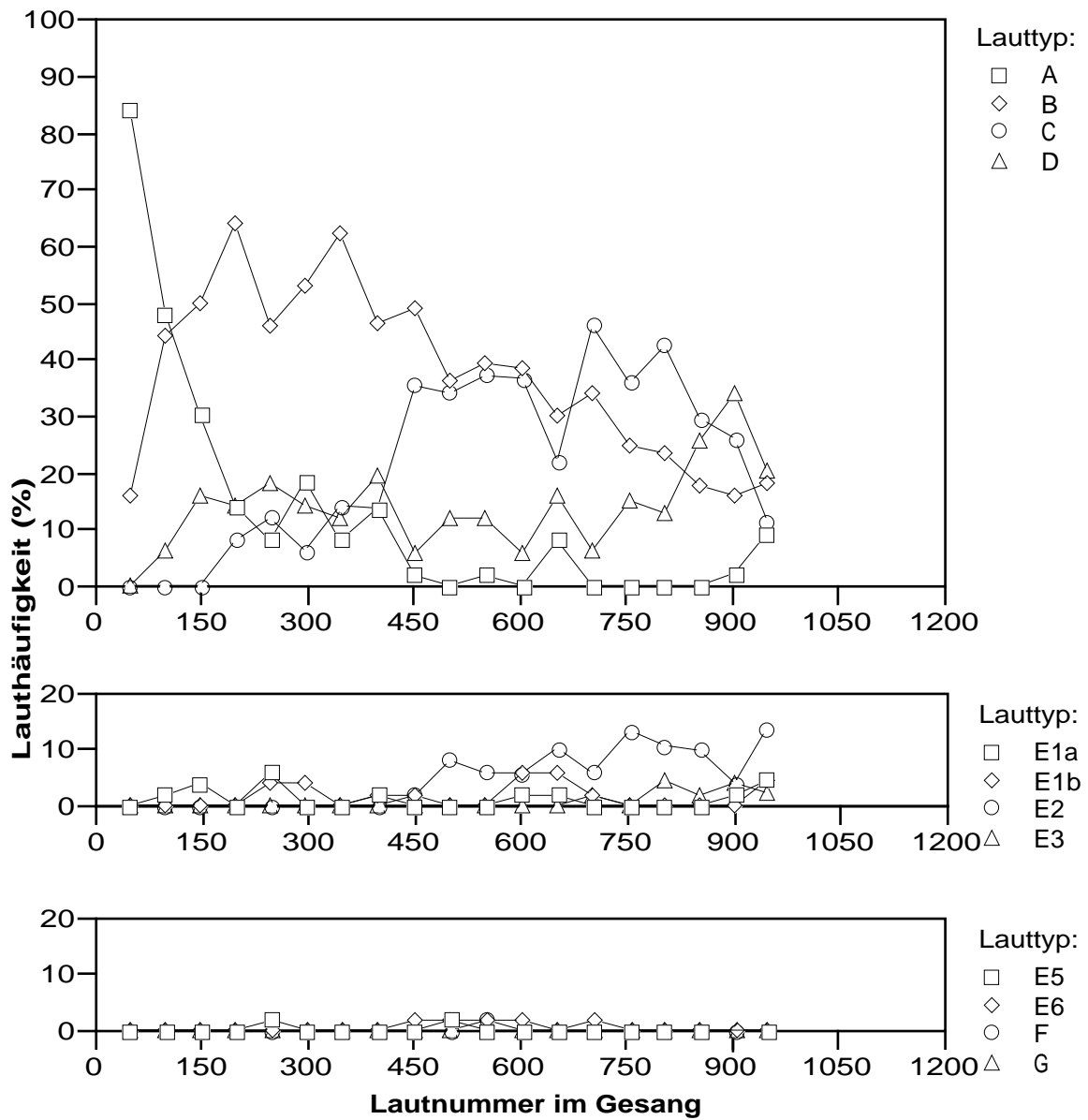


Abbildung C3. Lautverteilung im Gesangsverlauf der Aufnahme München C

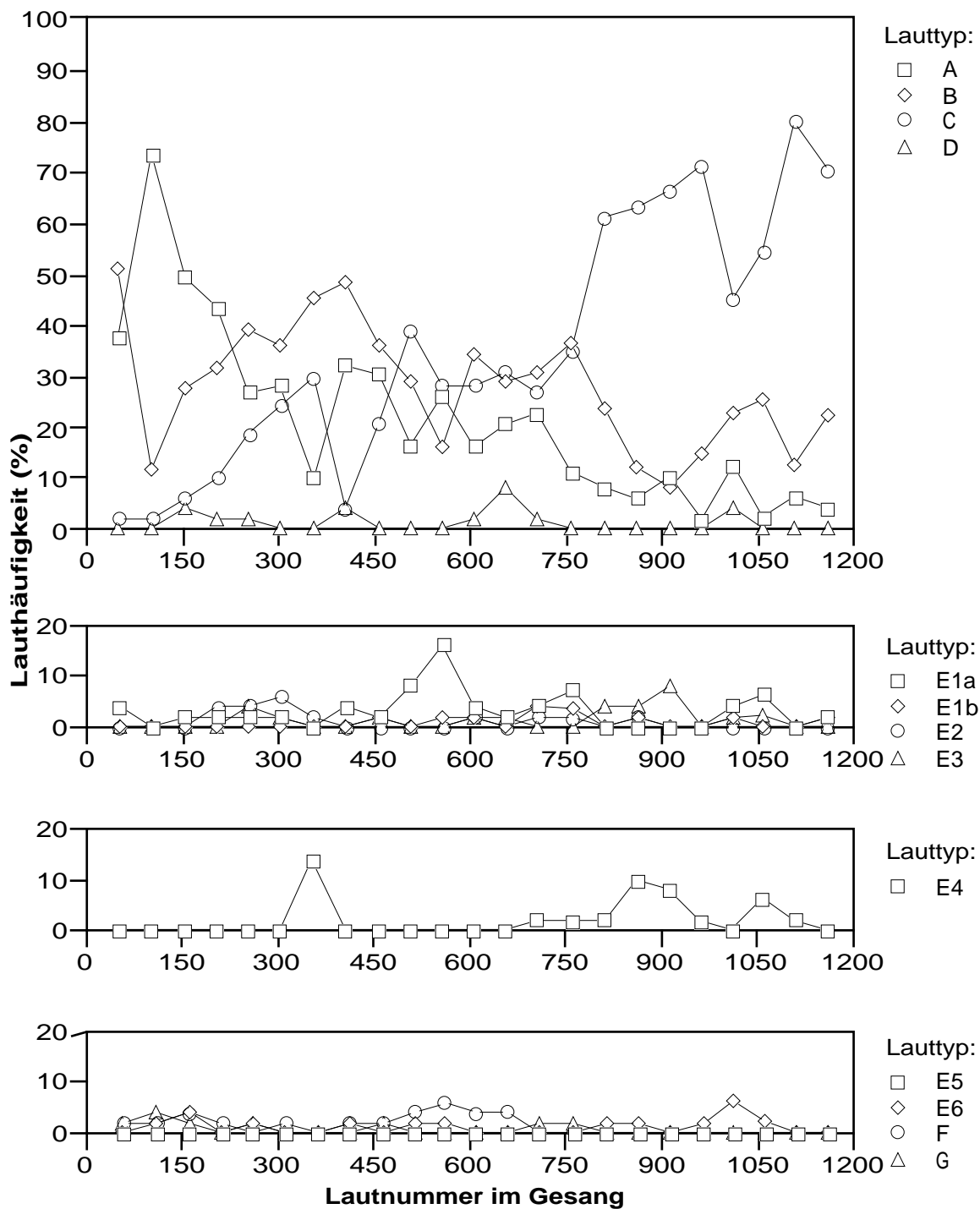


Abbildung C4. Lautverteilung im Gesangsverlauf der Aufnahme Howletts 1

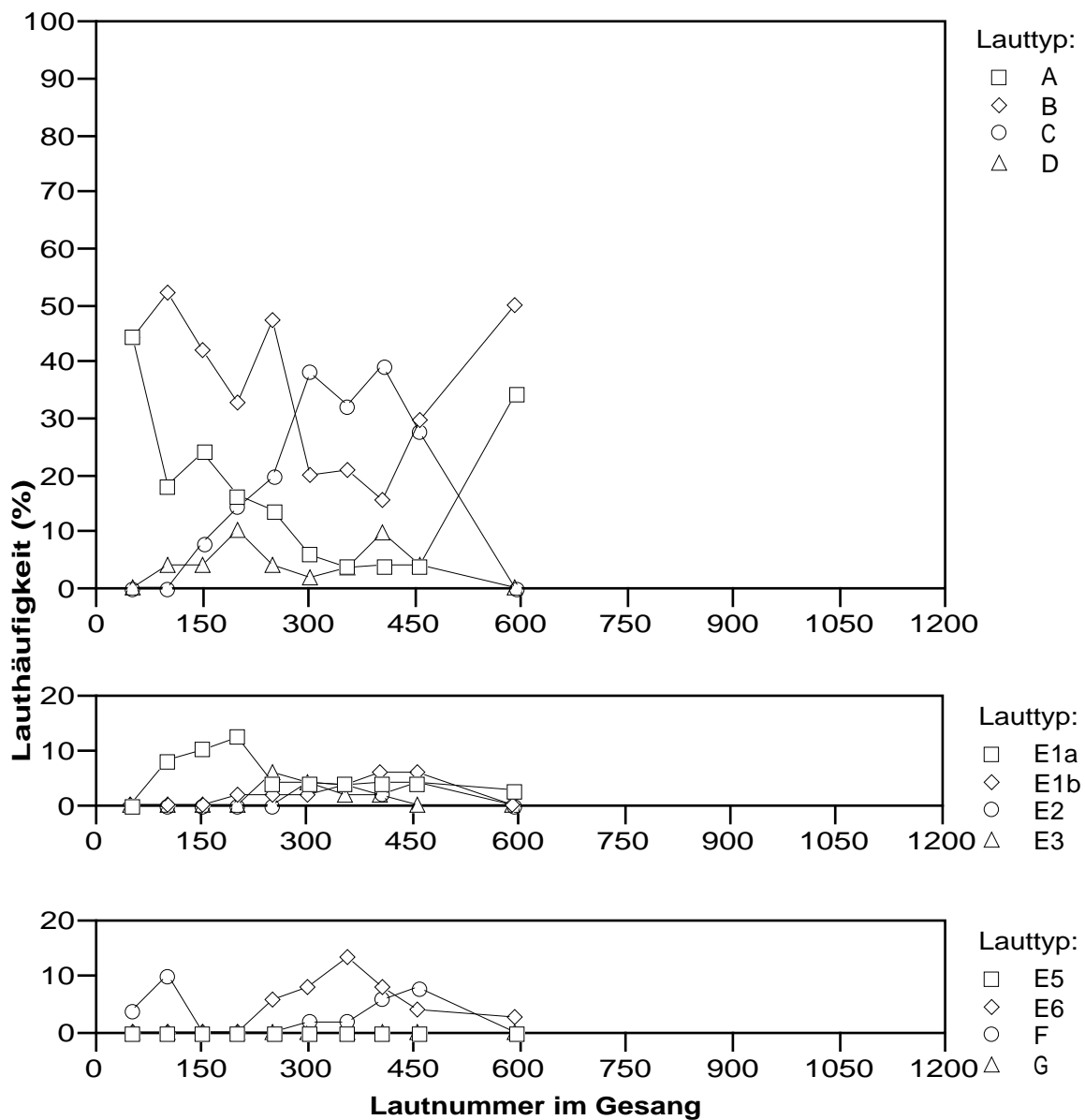


Abbildung C5. Lautverteilung im Gesangsverlauf der Aufnahme Howletts 2

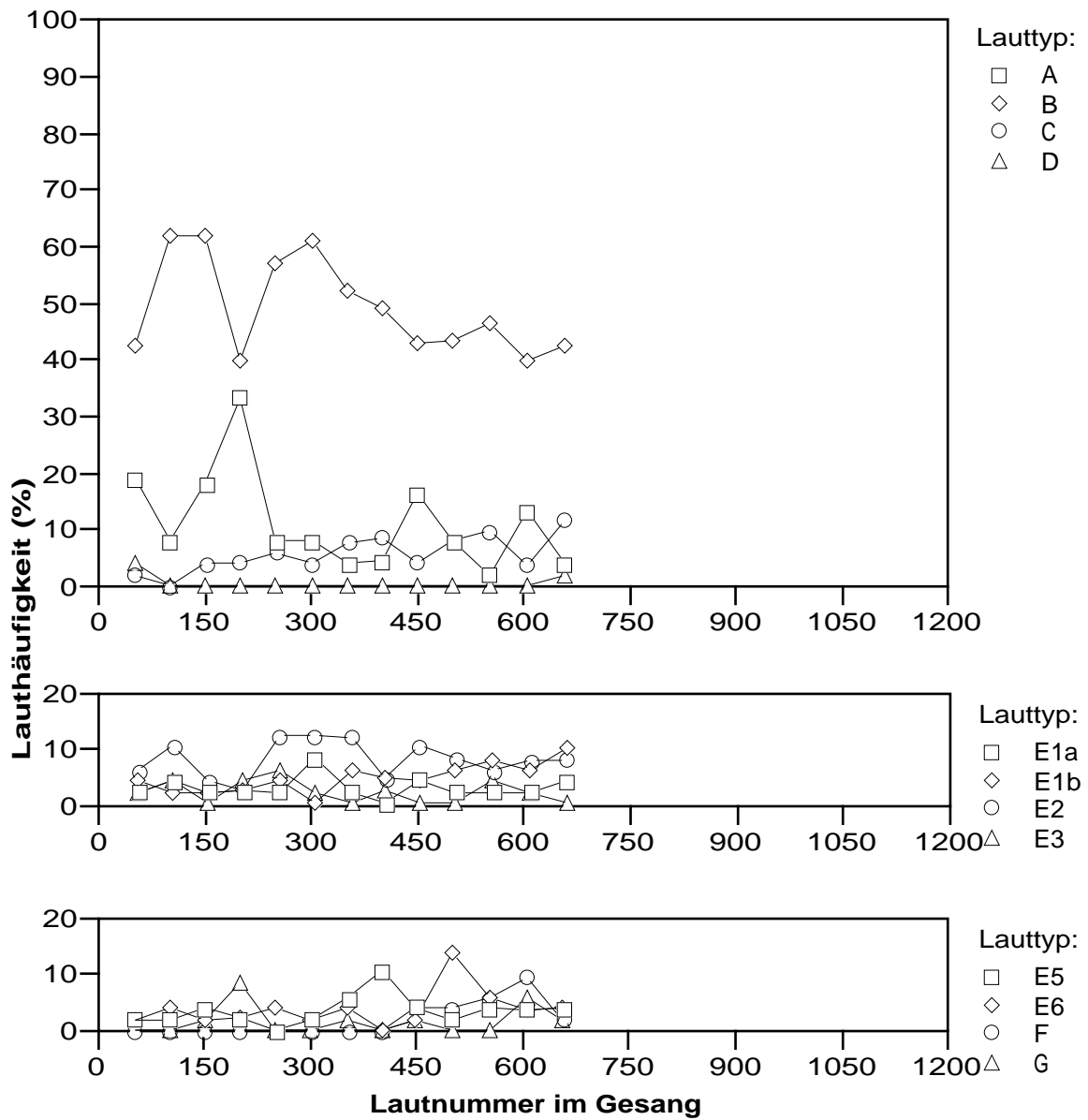


Abbildung C6. Lautverteilung im Gesangsverlauf der Aufnahme Jakarta A

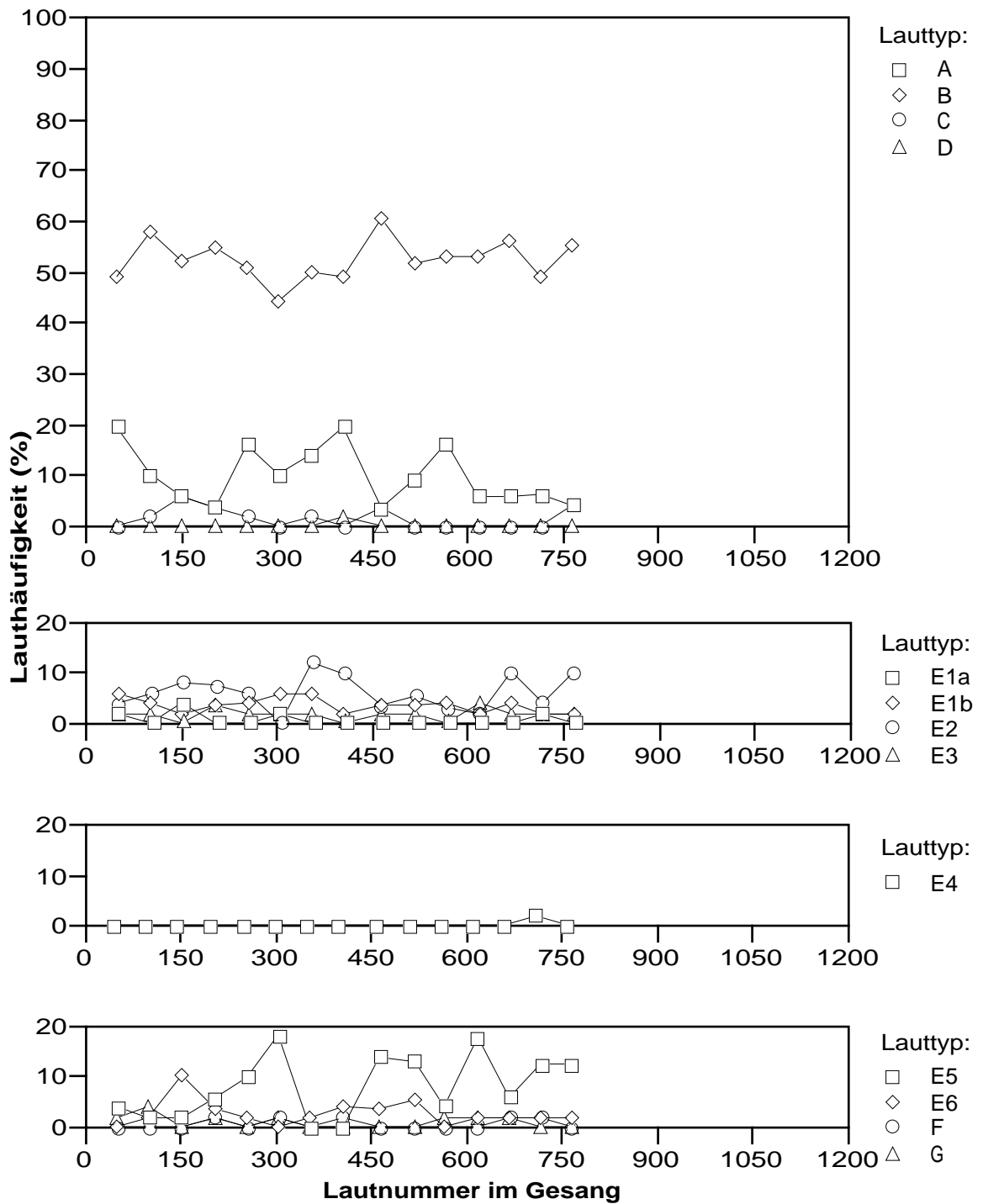


Abbildung C7. Lautverteilung im Gesangsverlauf der Aufnahme Jakarta B

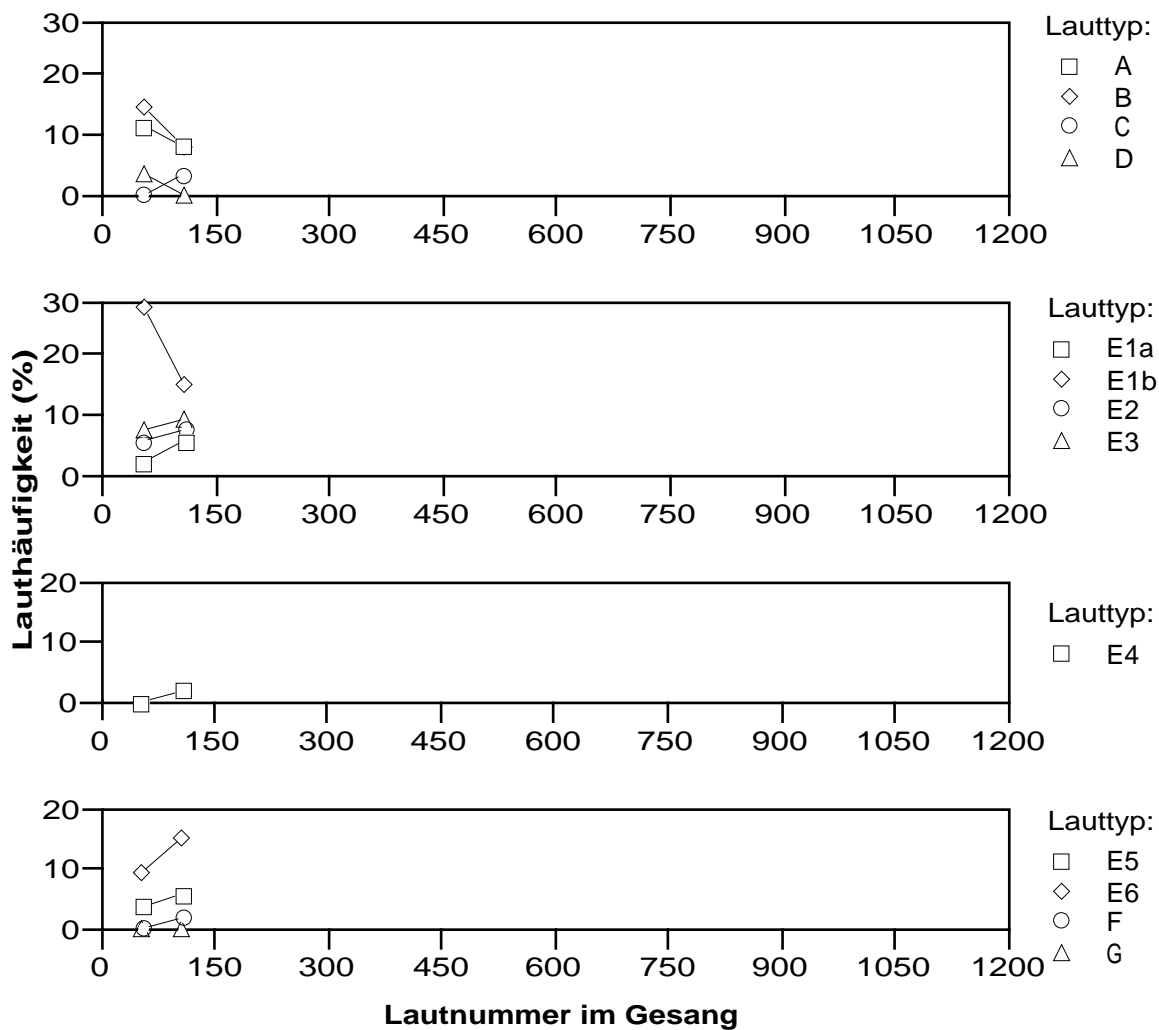
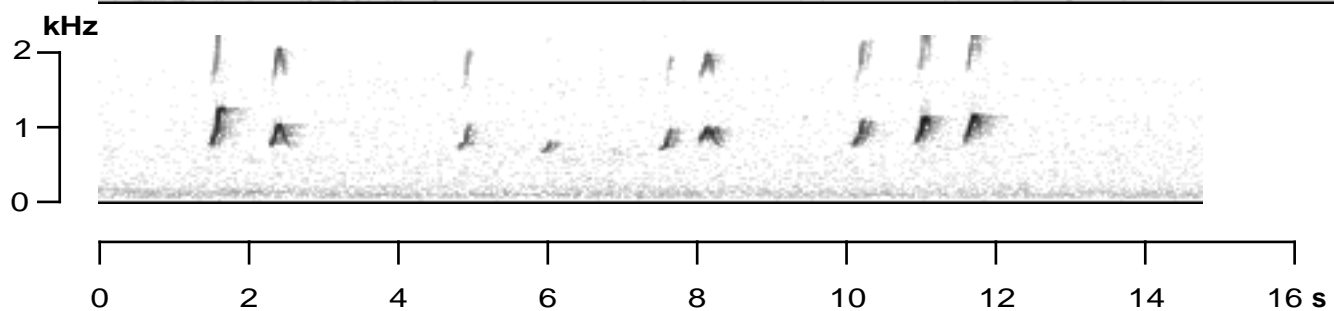
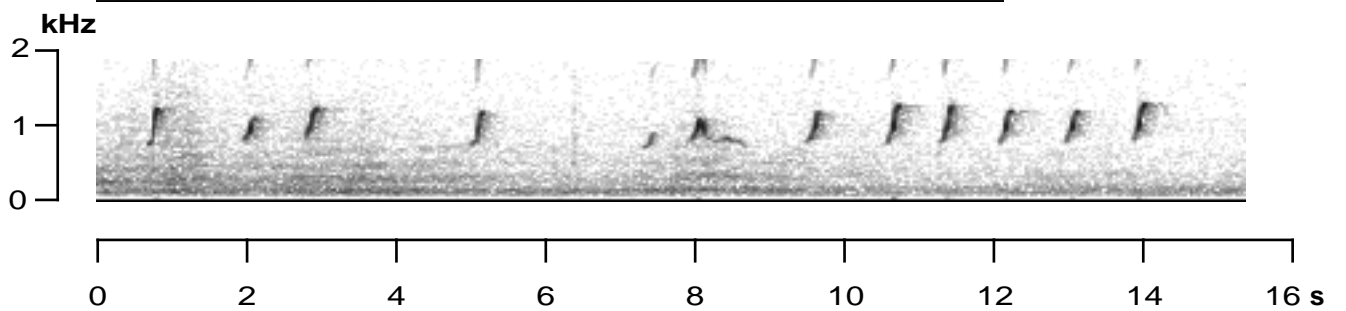
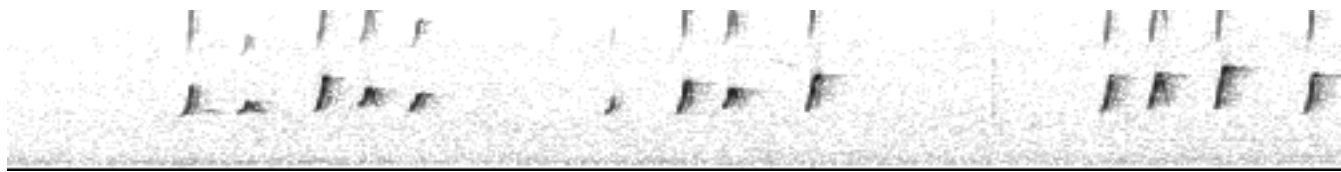


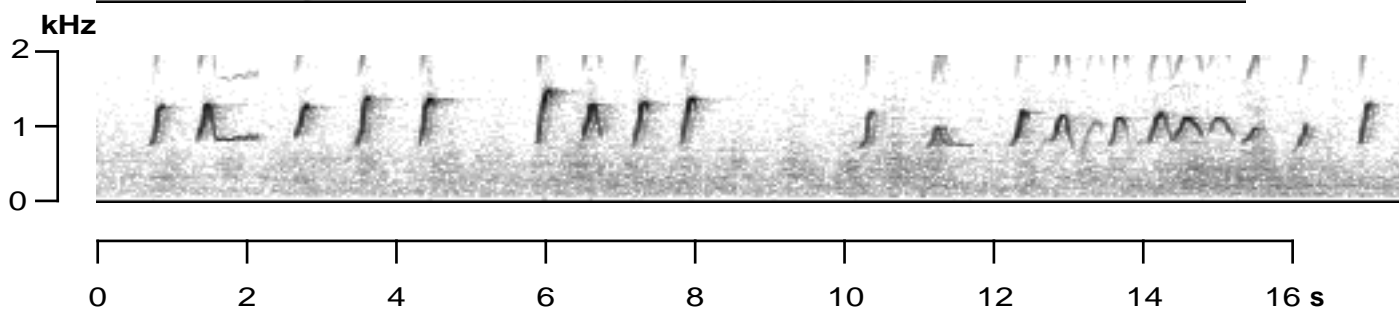
Abbildung C8. Lautverteilung im Gesangsverlauf der Aufnahme Kalejetan

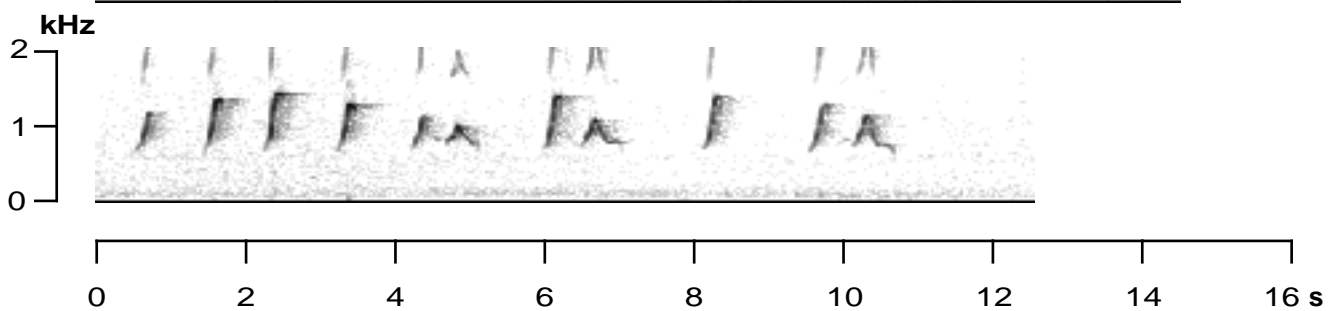
Anhang D

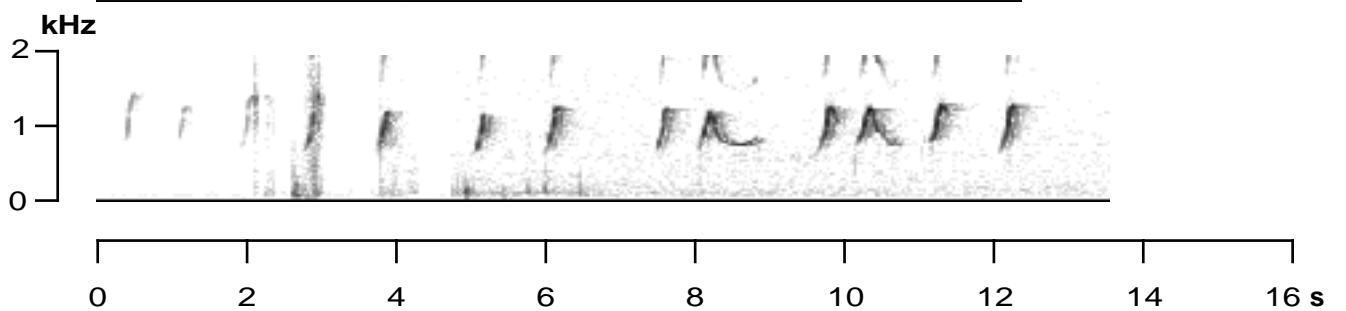
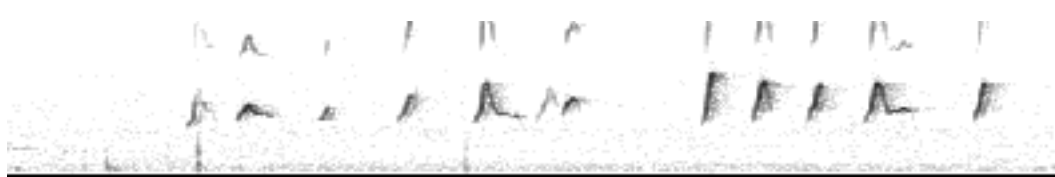
Das folgende Sonagramm gibt einen kompletten Männchengesang (Aufnahme München A) von *H. moloch* wieder. Der gesamte Gesang dauerte 12 Minuten. Gut zu erkennen ist, daß der Gesang mit einfachen Einzellauten beginnt, die erst später zunehmend lauter werden und zu strophenartigen Lautfolgen zusammengefügt werden. Auf den Zeilen 15-17 scheint das Tier vorübergehend an Gesangsmotivation zu verlieren. Es baut seine Strophen dann wieder erneut auf, aber diesmal erheblich schneller als zu Beginn des Gesangs. Der Gesang endet schlagartig, als im Hintergrund (Innenkäfig) der Gesang eines Schopfgibbon-Weibchens beginnt.

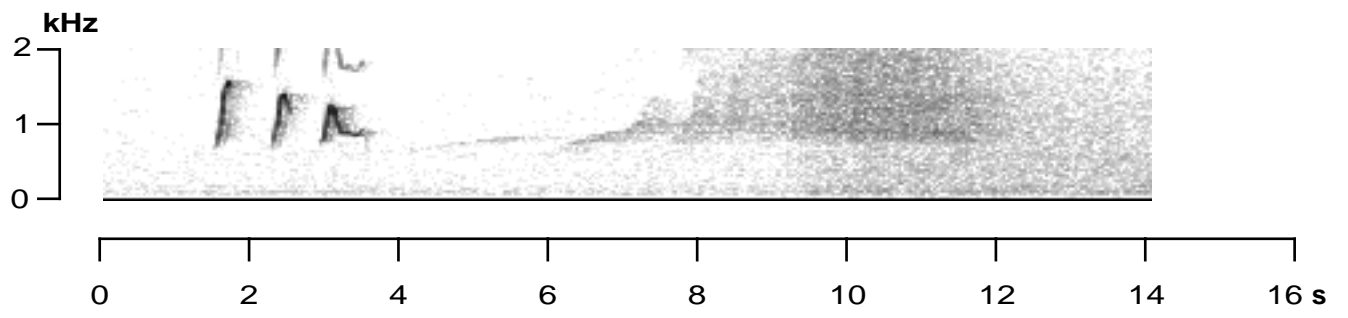












Anhang E

Die folgenden Abbildungen zeigen die bevorzugte Reihenfolge, mit der verschiedene Lauttypen in den Männchenstrophen des Hauptgesangsteils verwendet werden. Jede Aufnahme wurde separat ausgewertet. Sie sind nach Aufnahmen getrennt aufgeführt. Die jeweils häufigste Reihenfolge ist fett markiert. Der Übersicht halber wurden relative Häufigkeiten unter 5% und absolute Häufigkeiten unter n=2 nicht eingezeichnet.

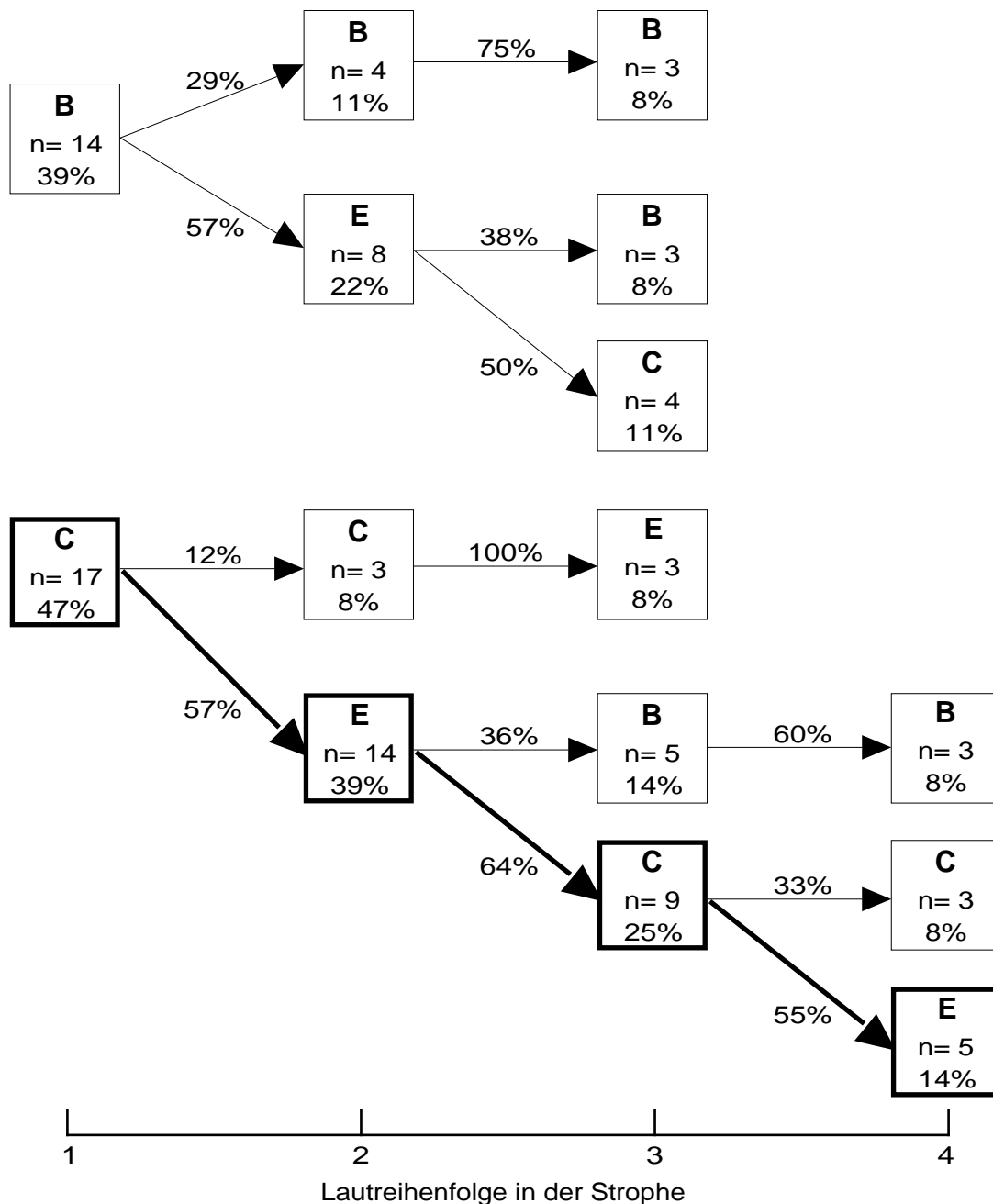


Abbildung E1. Lautreihenfolge in der Strophe bei München A.

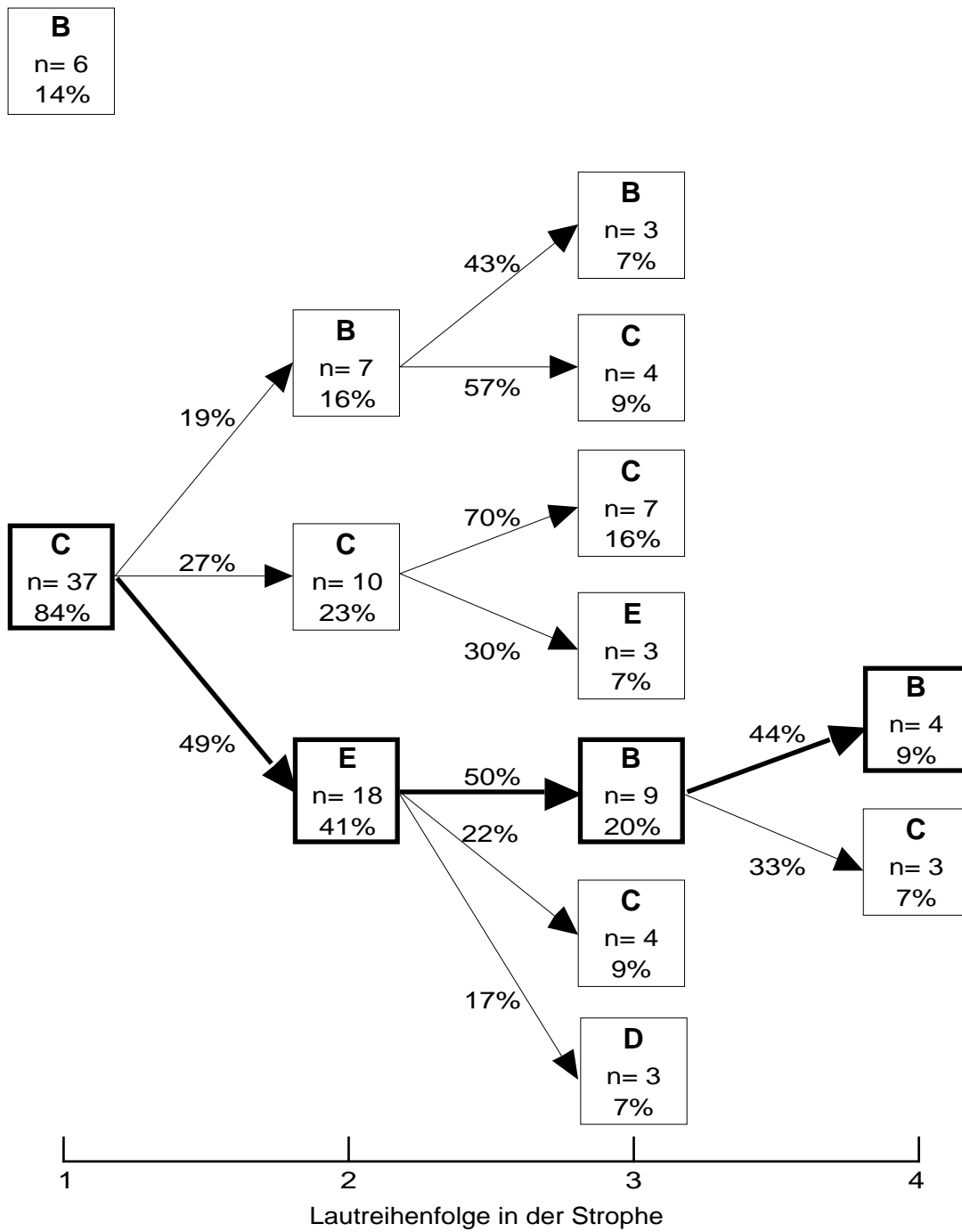


Abbildung E2. Lautreihenfolge in den Strophen bei München B.

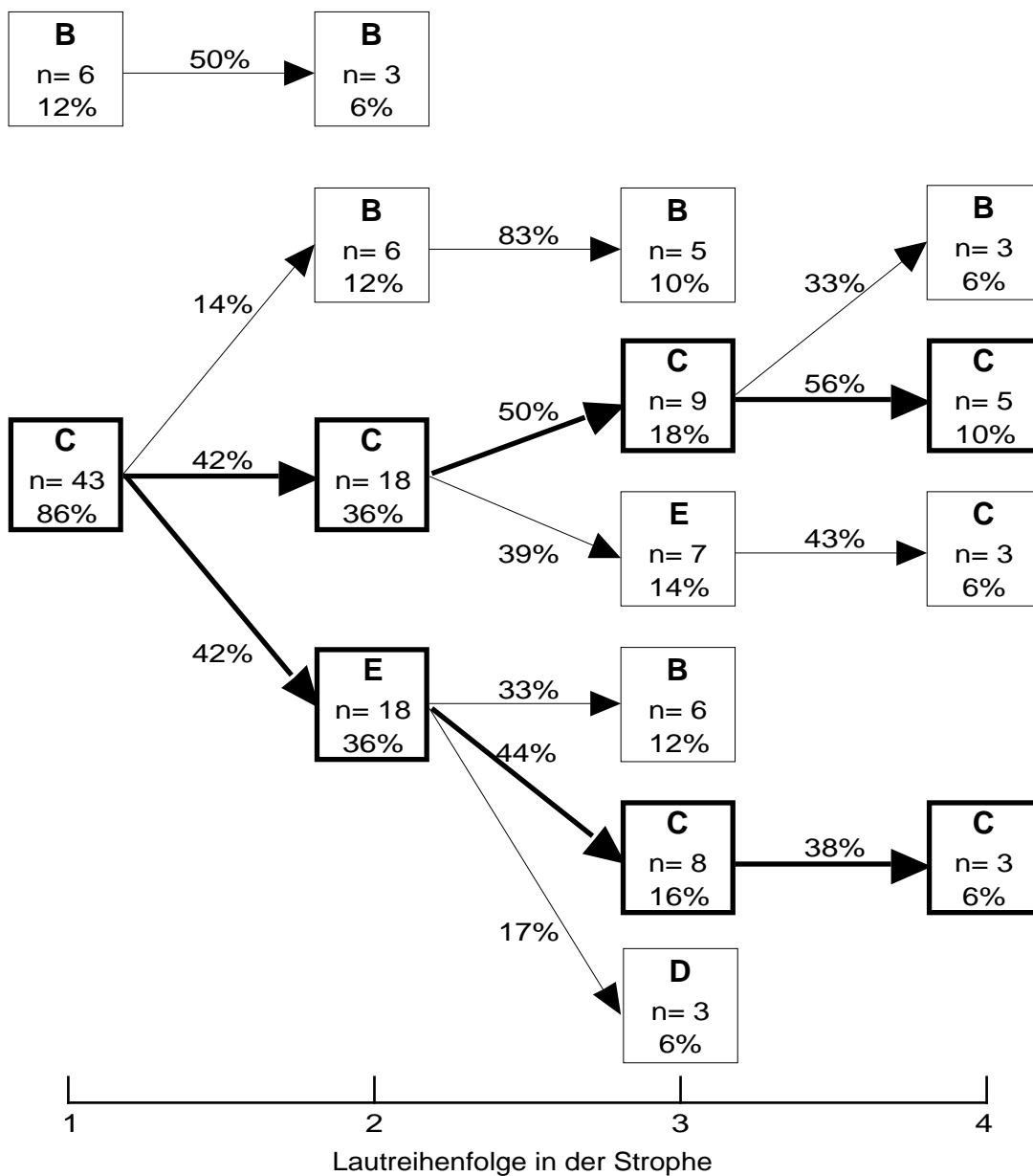


Abbildung E3. Lautreihenfolge in den Strophen bei München C.

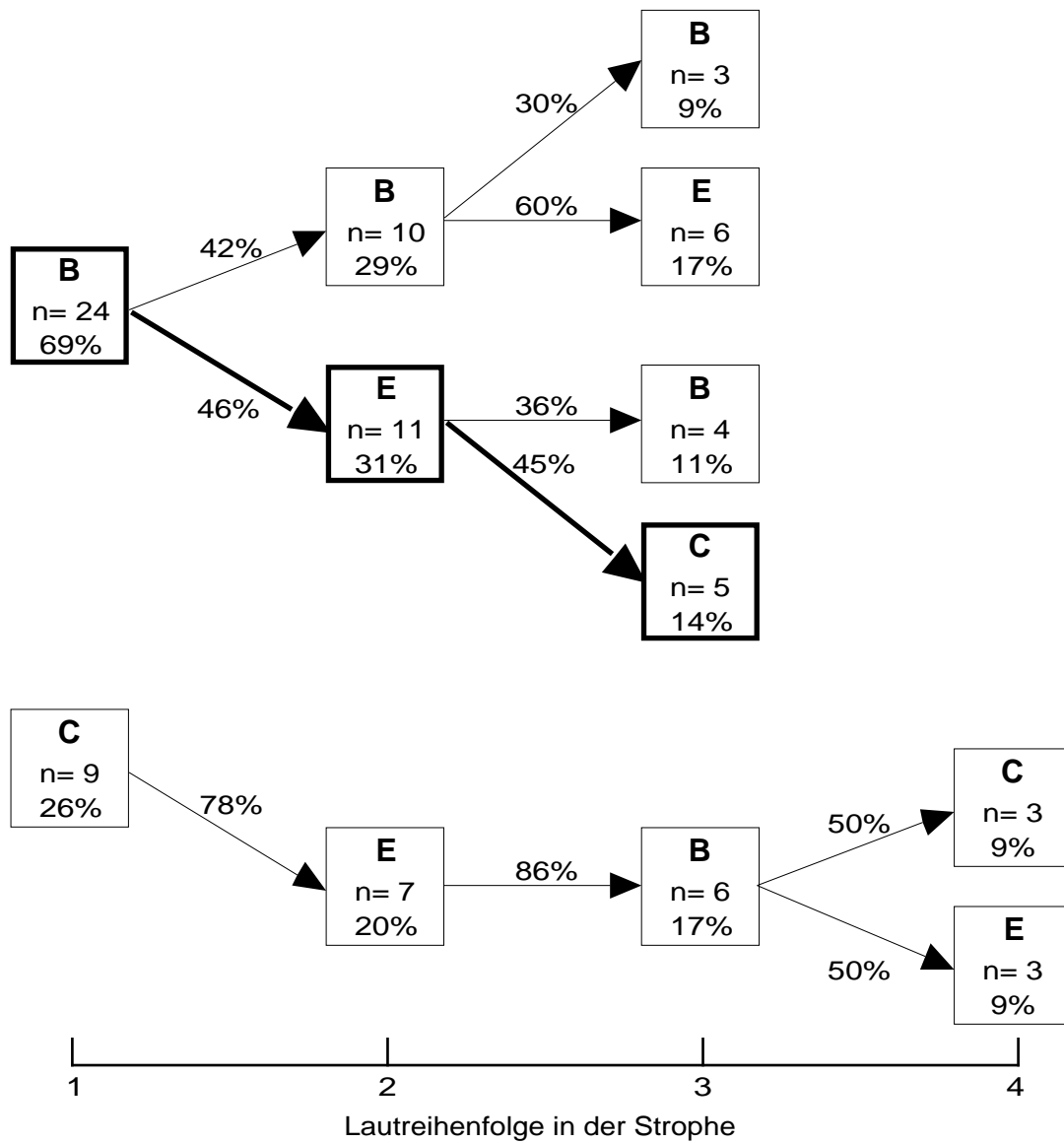


Abbildung E4. Lautreihenfolge in den Strophen bei Jakarta A.

Anhang F

Die folgenden Sonagramme sind Ausschnitte aus den Männchengesängen von *H. moloch*. Sie sind alle aus der Hauptgesangsphase entnommen. Bereits anhand der Sonagramme kann man die individuelle Variabilität der Tiere erkennen. Die ersten beiden Zeilen sind von dem Tier Howletts 1, die Zeilen drei und vier stammen von Howletts 2, die Zeilen fünf und sechs sind von dem Münchener Tier (Aufnahme München B), die Zeilen sieben und acht sind von dem Tier aus Jakarta (Aufnahme Jakarta A) und die Zeilen neun und zehn stammen von dem Tier aus Kalejetan.

