

Phylogenie der *loud calls* der asiatischen Languren (Presbytini)



Hausarbeit im Rahmen der Ersten Staatsprüfung
für das Lehramt an Gymnasien

vorgelegt von
Arne Stünkel

Tierärztliche Hochschule Hannover
Januar 2003

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

Arne Stünkel

Januar 2003

Phylogenie der *loud calls*
der asiatischen Languren (Presbytini)

Hausarbeit im Rahmen der Ersten Staatsprüfung
für das Lehramt an Gymnasien

Tierärztliche Hochschule Hannover

1. Gutachter: Prof. Dr. Elke Zimmermann

Betreuer: Dr. Thomas Geissmann

Titelbild:

Presbytis thomasi, Singapore Zoo, Foto: Thomas Geissmann

Arne Stünkel

Grotestrasse 2

30451 Hannover

Inhalt

1. Einleitung.....	1
1.1 Fragestellung der Arbeit.....	1
1.2 Die Presbytini.....	2
1.2.1 Merkmale der Presbytini.....	2
1.2.2 Verbreitung der Presbytini.....	4
1.2.3 Klassifikation und Phylogenie der Presbytini.....	8
1.3 Der <i>loud call</i>	16
1.4 Vokalsystematik der Primaten.....	18
1.5 Vokalsystematik der Presbytini.....	18
2. Material und Methoden.....	20
2.1 Tonaufnahmen.....	20
2.2 Sonographische Auswertung.....	20
2.2.1 Digitalisieren.....	20
2.2.2 Erstellen der Sonagramme.....	21
2.2.3 Vermessen der Sonagramme.....	21
2.3 Definitionen der Lauttypen und Ruftypen.....	22
2.3.1 Art der Laute.....	23
2.3.2 häufigster <i>loud call</i>	24
2.3.3 <i>bray</i> -Rufe.....	24
2.4 Kladistische Auswertung.....	25
2.4.1 Erstellung der Matrix.....	25
2.4.1 Berechnung der Stammbäume.....	26
3. Resultate.....	29
3.1 Beschreibung der <i>loud calls</i>	29
3.1.1 Gattung <i>Presbytis</i>	29
3.1.2 Gattung <i>Trachypithecus</i>	36
3.1.3 Gattung <i>Semnopithecus</i>	41
3.1.4 Gattung <i>Pygathrix</i>	42
3.1.5 Gattung <i>Rhinopithecus</i>	43
3.1.6 Gattung <i>Nasalis</i>	43
3.1.7 Gattung <i>Simias</i>	45
3.2 Ergebnisse der phylogenetischen Analyse.....	46
3.2.1 Beschreibung der Matrix.....	46
3.2.2 Kladogramme.....	46
4. Diskussion.....	54
4.1. Phylogenetische Analyse.....	54
4.1.1 <i>Semnopithecus</i> und <i>Trachypithecus</i>	54
4.1.2 <i>Presbytis</i>	56

4.1.2	<i>odd-nosed</i> -Gruppe.....	57
4.2	Ausblick.....	59
5.	Zusammenfassung	62
6.	Danksagung.....	63
7.	Literatur.....	64
8.	Anhänge.....	73
Anhang 1.	Hersteller der analysierten Tonaufnahmen	73
Anhang 2.	Beschreibung der Stichproben.....	76
Anhang 3.	Aufnahmeausrüstung, die für die Anfertigung der Tonaufnahmen verwendet wurde.....	79
Anhang 4.	Karte der Stichprobenlokalitäten für <i>Semnopithecus</i> und <i>Trachypithecus</i>	80
Anhang 5.	Karte der Stichprobenlokalitäten für <i>Trachypithecus</i> (Subgenus <i>Kasi</i>) und <i>Presbytis</i> (Teil 1).....	81
Anhang 6.	Karte der Stichprobenlokalitäten für <i>Presbytis</i> (Teil 2).....	82
Anhang 7.	Karte der Stichprobenlokalitäten der <i>odd-nosed</i> -Gruppe der Presbytini.....	83
Anhang 8.	Gazetteer.....	84
Anhang 9.	Definition der Variablen.....	87
Anhang 10.	Merkmalskodierung	90
Anhang 11.	Poolen der Tonaufnahmen für verschiedenen Analysegänge	92
Anhang 12.	Datenmatrix, ungepoolte Version (64 Stichproben, 45 Taxa).....	96
Anhang 13.	Datenmatrix, nach 1. Poolvorgang (46 Stichproben, 42 Taxa).....	100
Anhang 14.	Datenmatrix, nach 2. Poolvorgang (36 Stichproben, 35 Taxa).....	102

1. Einleitung

1.1 Fragestellung der Arbeit

Die asiatischen Colobinae oder Presbytini stellen eine relativ artenreiche Gruppe der Catarrhini (Altweltaffen) dar. Gemeinsam mit ihrer Schwestergruppe, den afrikanischen Colobinae, weisen sie eine Anzahl anatomischer Spezialisierungen auf, die zum größten Teil in Zusammenhang mit ihrer stark folivoren Ernährung stehen. Als Folge der relativ großen Artenvielfalt bietet die Systematik der Presbytini immer wieder Anlass zur Diskussion und minimalen Konsens zwischen den Autoren (Disotell, 2000; Groves, 2000, S. 78). Besonders komplex zeigt sich die Situation in der Sundaregion, wo es – vermutlich durch eiszeitliche Schwankungen des Meeresspiegels – wiederholt zu Aufsplitterungen in isolierte Populationen gekommen ist (Brandon-Jones, 1996b).

Die Artzahl der Presbytini wie auch die Affinitäten zwischen den Gattungen sind umstritten (z.B. Geissmann, 2003; Groves, 2001; Jablonski, 1998; Purvis, 1995). Die Ergebnisse morphologischer Untersuchungen sind widersprüchlich (Groves & Chestwood, 1994; Strasser & Delson, 1987; Peng et al., 1993a, 1994), und selbst publizierte molekulare Daten (DNA-Sequenzen) haben bisher keine konsistente Langurenphylogenie erbracht (Wang et al. 1997; Zain, 2001; Zhang & Ryder, 1998). Es scheint daher sinnvoll, auch bioakustische Methoden anzuwenden. Diese Methode hat bei Primaten bereits zu interessanten Ergebnissen geführt (Davila Ross, 2003; Gautier, 1988, 1989; Geissmann, 1993, 2002; Haimoff et al., 1982, 1984; Macedonia & Stanger, 1994; Oates & Trocco, 1983; Oates et al., 2000; Stanger, 1995; Wittiger, 2002; Zimmermann, 1990).

Beim *loud call* handelt es sich um eine stereotype, vor allem zur Kommunikation über größere Entfernungen genutzte Vokalisation. Er kann aus einem oder mehreren Lauten bestehen. Auf Grund seines konservativen, stereotypen Charakters eignet sich der *loud call* bei Primaten allgemein und bei den Presbytini im Speziellen gut dazu, verwandtschaftliche Beziehungen nachzuvollziehen und Phylogenien zu rekonstruieren. Zumindest teilweise zeigen die *loud calls* der Presbytini deutliche Unterschiede zwischen den Arten (Aimi & Bakar, 1992, 1996; Medway, 1970; Ruhiyat, 1983; Wilson & Wilson, 1975, 1977). Die *loud calls* der Altweltaffen (Catarrhini) werden als homologe Rufe zu den Gesangsvokalisationen der Gibbons (Hylobatidae) betrachtet (Geissmann, 2000).

Bisherige vokalsystematische Schlussfolgerungen zu den Presbytini waren auf wenige Taxa beschränkt und führten daher zu keinem vollständigen Bild der Gruppe (Aimi & Bakar, 1992, 1996; Medway, 1970; Wilson & Wilson, 1975, 1977). Zudem wurden in allen bisherigen Arbeiten die *loud calls* nur phonetisch beschrieben und Unterschiede weder quantitativ belegt noch kladistisch ausgewertet (Brandon-Jones, 1999; Hill & Booth, 1957).

Aus diesem Grund könnte eine phylogenetisch-systematische Studie zur *loud call*-Morphologie der Presbytini einen wichtigen Beitrag zur Klärung der Langurenphylogenie und -systematik leisten.

Ziel dieser Arbeit soll es sein, eine erste Phylogenie der *loud calls* der Presbytini zu erarbeiten und ihre Konsequenzen für die Systematik dieser Primaten zu diskutieren. Hierfür werden *loud calls* aller Gattungen der Presbytini vermessen und einer kladistischen Analyse unterzogen. Von besonderem Interesse sind dabei

(1.) die in morphologischen, verhaltensbiologischen und molekularbiologischen Studien nicht eindeutig geklärten Frage nach der Monophylie sowohl der Gattungen *Presbytis*, *Trachypithecus*, wie auch der sogenannten *odd-nosed*-Gruppe der Presbytini,

(2.) die umstrittene Affinität der Untergattung *Kasi* (zu *Trachypithecus* oder zu *Semnopithecus*),

(3.) die Beziehungen allfällig gefundener monophyletischer Gruppen zueinander, sowie

(4.) die Identität der am basalsten von den Presbytini abspaltenden Gruppe (z.B. *Nasalis*, die *odd-nosed*-Gruppe oder andere Vertreter der Presbytini).

1.2 Die Presbytini

1.2.1 Merkmale der Presbytini

Als Vertreter der im Englischen auch als *leaf-eating monkeys* bezeichneten Colobinae weisen die Presbytini wie auch die Schwestergruppe der Colobini eine Reihe von anatomischen Spezialisierungen auf, die meist im Zusammenhang mit ihrer vorwiegend folivoren Ernährung stehen. Ihre Molaren mit scharfen Scherkanten, die tiefen Mandibeln mit kräftigem Unterkieferast und ein breiter Interorbitalabstand werden als Anpassung an die erhöhten Kaudrücke beim Zerkleinern der Blätter verstanden (Geissmann, 2003; Rowe, 1996). Im Vordergebiss sind die Colobinae mit relativ kurzen Schnauzen und relativ schmalen Incisivi eher ursprünglich (Geissmann, 2003). Die Schnauzen sind relativ kurz. Sämtliche Colobinae besitzen einen vergrößerten, mehrkammrigen Magen mit Cellulose abbauenden Bakterienkolonien (Geissmann, 2003; Rowe, 1996). Backentaschen, wie sie bei den Cercopithecinen vorkommen, fehlen den Colobinae (Geissmann, 2003; Oates et al., 1994; Rowe, 1996).

Das postkraniale Skelett zeichnet sich durch lange Schwänze und Beine aus. Strasser (1992) sieht hierin, wie in der Mehrzahl der Besonderheiten des postkranialen Skeletts eine Anpassung an die eher arboreale Lebensweise und die Tendenz zur springenden Fortbewegung bei den Colobinae. Der stark reduzierte und bei den Colobini teilweise fehlende Daumen hat den Colobinae ihren Namen gegeben (griechisch *kolobos*, verstümmelt).

Im Körpergewicht unterscheiden sich die verschiedenen Presbytini teils deutlich voneinander. Zu den schwersten Vertretern gehören die Nasenaffen (Gattung *Nasalis*) und Stumpfnasen (Gattung *Rhinopithecus*) mit einem Gewicht von 10-20 kg, bzw. 9-18 kg, während die wesentlich kleineren Haubenlanguren (Gattung *Presbytis*) nur 5,6-6,7 kg wiegen (Geissmann, 2003).

Mit Ausnahme der Gattung *Pygathrix*, bei der Männchen und Weibchen nahezu gleich schwer sind, weisen alle Presbytini der *odd-nosed*-Gruppe einen ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus im Körpergewicht auf. Die Haubenlanguren (Gattung *Trachypithecus*) zeigen im Körpergewicht einen meist deutlichen, die Mützenlanguren in der Regel einen geringen Geschlechtsdimorphismus (Geissmann, 2003; Rowe, 1996).

Die Presbytini leben häufig in Einmanngruppen. Die bei *Simias* teilweise beobachteten monogamen Familiengruppen sind offenbar Folge geringer Bestandsdichte und stellen somit einen Fall von Pseudomonogamie dar (Geissmann, 2003). Der einzige wirklich monogame Vertreter der Colobinae scheint nach Beobachtungen von Tilson und Tenaza (1976) und Watanabe (1981) der Mentawai-Langur (*Presbytis potenziani*) zu sein. Mit Ausnahme der Nasenaffen verbleiben bei den Presbytini in der Regel die Weibchen in den Natalgruppen, während die Männchen in andere Gruppen überwechseln (Bennet & Sebastian, 1988; Geissmann, 2003).

Die Anzahl der Individuen pro Gruppen gestaltet sich unheitlich. Kleine bis mittlere Gruppen mit bis zu 20 Tieren sind für die meisten Gattungen typisch. Bei den Stumpfnasen (Gattung *Rhinopithecus*) ist die Gruppengröße mit 20 bis 300 Tieren extrem variabel, wobei sich große Banden vorübergehend in kleinere Untergruppen aufspalten können. Auch bei den Indischen Languren (Gattung *Semnopithecus*) wurden bis zu 100 Individuen in einer Gruppe beobachtet (Mohnot & Srivastava, 1992).

Auch die Streifgebiete unterscheiden sich in ihrer Größe teilweise erheblich voneinander. Die kleinsten weisen mit nur einem ha die Arten *T. vetulus* und *T. johnii* auf, während die Stumpfnasen (Gattung *Rhinopithecus*) ungewöhnlich große Gebiete von bis zu 133 Quadratkilometer durchziehen (Geissmann, 2003).

Bei vielen Arten der Presbytini wurde das sogenannte "Tantenverhalten" (*aunting behaviour*) beobachtet, bei dem die Jungtiere regelmässig von anderen Weibchen als der Mutter getragen werden (Rowe, 1996).

Die Jungtiere der Colobinae tragen ein in der Farbe vom Fell der adulten Tiere abweichendes Natakleid (Alley, 1980; Groves, 1970, 1993; Tilson, 1976), welches bei *Presbytis* eine dunkle, kreuzförmige Zeichnung auf dem Rücken aufweist (Alley, 1980; Groves, 2001; Tilson, 1976). Diese Natakleider wurden teilweise in systematischen Studien als ein die Gattungen unterscheidendes Merkmal bewertet (Groves, 1970; Oates et al., 1994), was jedoch für einige Arten nicht unumstritten ist (Groves, 2001).

Der Blattanteil an der Nahrung variiert zwischen 40 bis 50 Prozent bei *Presbytis*, *Semnopithecus* und *Nasalis* und etwa 80 Prozent bei *Pygathrix* und *Trachypithecus*. Darüber hinaus werden vor allem Samen und Früchte verzehrt. Zudem ist die Nahrungszusammensetzung teilweise von Habitat und Jahreszeit abhängig (Geissmann, 2003).

1.2.2 Verbreitung der Presbytini

Die Hanuman-Languren (Gattung *Semnopithecus*) zeigen eine weite Verbreitung über Sri Lanka, Indien, Pakistan und Bangladesch bis Nepal (Abbildung 1.1). Dabei haben sie fast alle Habitate des indischen Subkontinents besiedelt und leben in tropischen Regenwäldern, laubabwerfenden Wäldern, Trockenwäldern, Koniferenwäldern, den Gebirgszügen des Himalaja (bis auf 4000 m) und in Städten (Geissmann, 2003).

Das Verbreitungsgebiet der Haubenlanguren (Gattung *Trachypithecus*) erstreckt sich über fast ganz Südost-Asien (Abbildung 1.1). Während *T. johnii* in Südindien und *T. vetulus* auf Sri Lanka leben, kommen die anderen Arten in Bangladesch, Bhutan, Burma, Thailand, Indochina und großen Teilen des Sundagebietes vor (vgl. Oates et al., 1994).

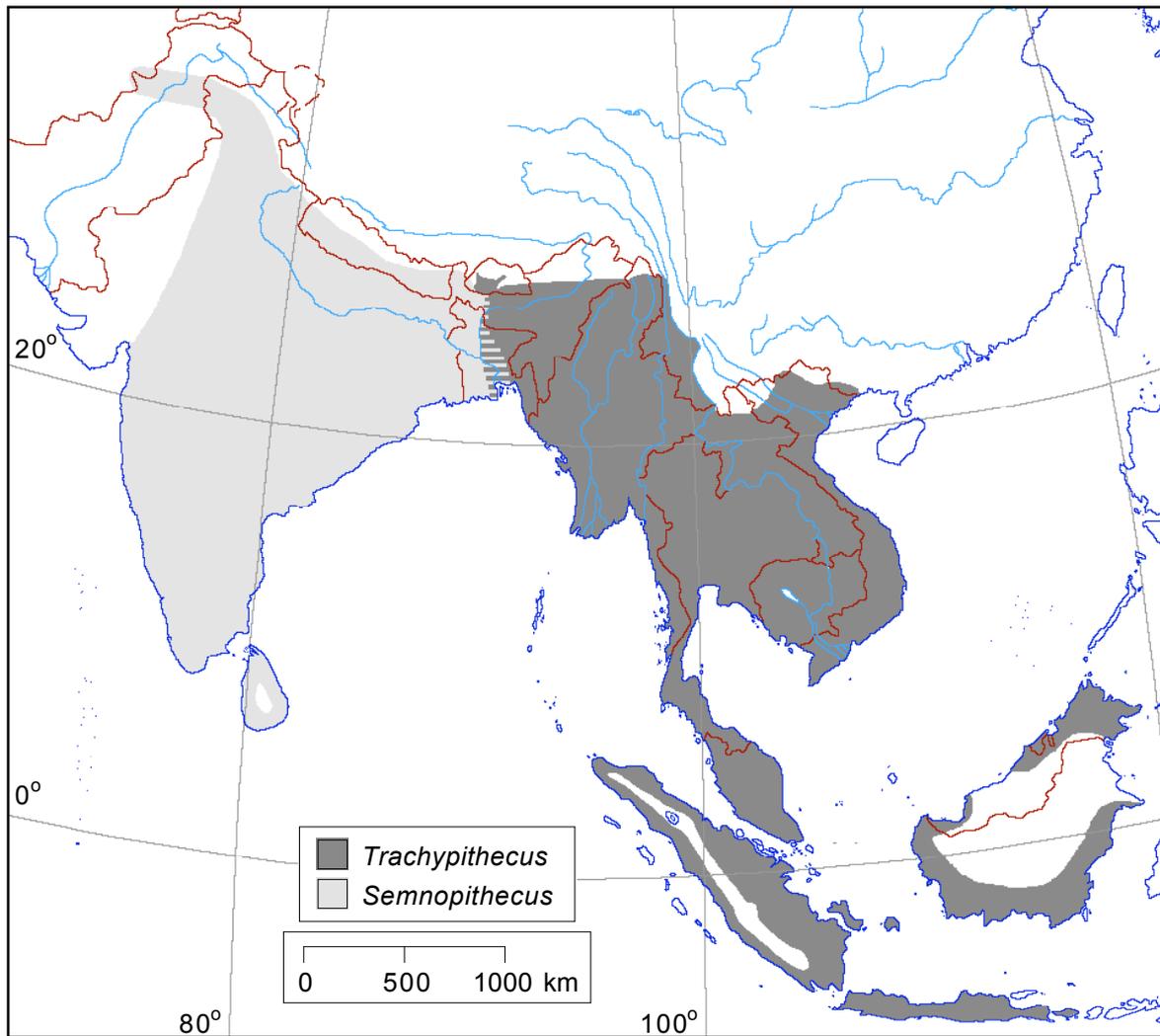


Abbildung 1.1. Verbreitung der Gattungen *Semnopithecus* und *Trachypithecus* (ohne *T. johnii* und *T. vetulus*) (nach Oates et al., 1994 und Wangchuk et al., 2001).

Das Verbreitungsgebiet der Mützenlanguren (Gattung *Presbytis*) beschränkt sich auf das Sundagebiet (Abbildung 1.2). Die nördlichsten Populationen sind in Süd-Burma und Süd-Thailand beheimatet. Fast im gesamten Verbreitungsgebiet kommt die Gattung *Presbytis* sympatrisch mit der Gattung *Trachypithecus* vor. Während einige Arten auf Borneo teilweise sympatrisch leben, wie zum Beispiel *Presbytis rubicunda* und *Presbytis frontata* (Brandon-Jones, 1996a), kommen die Arten auf Sumatra, dem malayischen Festland und in Thailand allopatrisch vor.

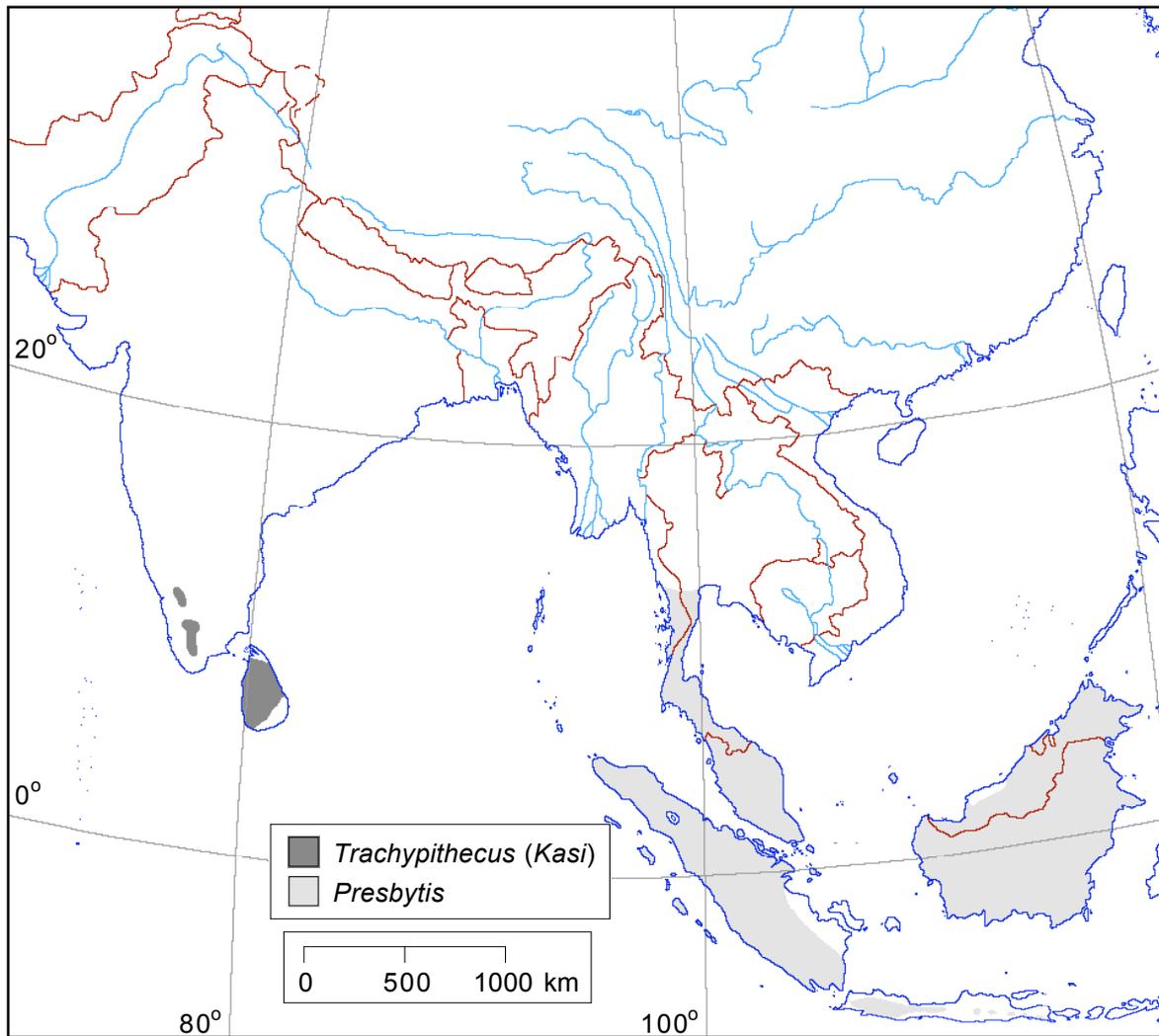


Abbildung 1.2. Verbreitung der Gattung *Presbytis* und der Untergattung *Kasi* (*Trachypithecus johnii* und *T. vetulus*) (nach Oates et al., 1994, Nijman, 1997 und Whitten, 1987).

Das Vorkommen der einzigen Art der Gattung *Nasalis*, *Nasalis larvatus*, ist auf Borneo beschränkt. Auch wenn Nasenaffen heutzutage vor allem in Mangroven- und Küstenwäldern gefunden werden, gibt es doch Hinweise darauf, daß sie früher auch weit im Landesinneren der Insel verbreitet waren (Meijaard & Nijman, 2000) (Abbildung 1.3).

Die einzige Art der Gattung *Simias*, die Pageh-Stumpfnase (*Simias concolor*) kommt ausschließlich auf den Mentawai-Inseln vor der sumatranischen Westküste vor (Abbildung 1.3).

Die Kleideraffen (Gattung *Pygathrix*) zeigen ein auf Indochina (Kambodscha, Vietnam, Laos) beschränktes Verbreitungsgebiet, wo sie in gemischten, teilweise laubabwerfenden Primär- oder Sekundärwäldern leben (Abbildung 1.3).

Stumpfnasen (Gattung *Rhinopithecus*) kommen in verschiedenen weit voneinander entfernten Reliktwäldern Nordostvietnams und Süd- bis Zentral-Chinas vor. Dabei lebt

R. avunculus in den Monsunwäldern Vietnams, während die chinesischen Arten auf die gebirgigen Koniferenwälder der gemässigten Klimazone beschränkt sind (Abbildung 1.3).

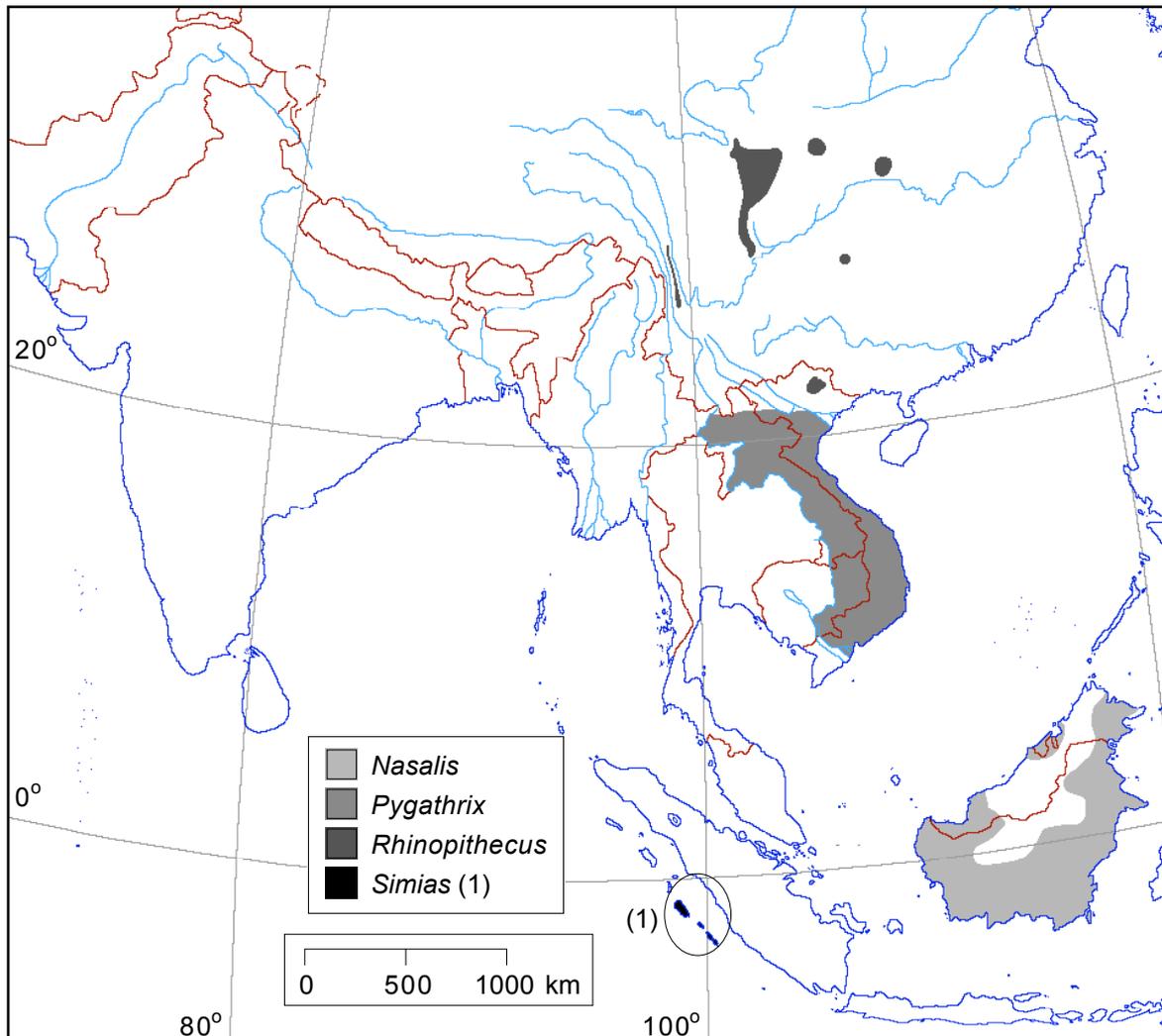


Abbildung 1.3. Verbreitungsgebiet der Gattungen *Nasalis*, *Simias*, *Pygathrix* und *Rhinopithecus* (nach Oates et al., 1994; Meijaard & Nijman, 2000; Wang et al., 1998).

1.2.3 Klassifikation und Phylogenie der Presbytini

Grobsystematik

Die meisten Autoren sind sich darüber einig, daß die Presbytini innerhalb der Familie der Colobinae eine von zwei monophyletischen Schwestergruppen (Tribus) sind. Während man bei den afrikanischen Colobini drei Gattungen unterscheidet, haben die Colobinae innerhalb der asiatischen Presbytini eine wesentlich höhere Diversität erreicht. Ursache hierfür sind vermutlich wiederholte Abspaltungen und Isolationen einzelner Teilpopulationen infolge pleistozäner Klima- und Meeresspiegelschwankungen (Brandon-Jones, 1996a; Geissmann, 2003).

Groves (2001) unterscheidet sieben Gattungen: Indische Languren (*Semnopithecus*), Lutungs oder Haubenlanguren (*Trachypithecus*), Mützenlanguren oder Surilis (*Presbytis*), Nasenaffen (*Nasalis*), Kleideraffen (*Pygathrix*), Stumpfnasen (*Rhinopithecus*), Pageh-Stumpfnasen (*Simias*), wobei er die ersten drei Genera in der Languren-Gruppe und die letzten vier auf Grund ihrer ungewöhnlichen Nasenformen in der Gruppe der *Odd-Nosed Monkeys* zusammengefasst.

Die systematische Klassifikation der Presbytini variiert zwischen den verschiedenen Autoren stark. So schwankt zum Beispiel die Anzahl anerkannter Gattungen zwischen drei und sieben:

drei Gattungen: *Presbytis*, *Pygathrix* und *Nasalis* (Groves, 1970)

vier Gattungen: *Pygathrix*, *Rhinopithecus*, *Simias* und *Nasalis* (Elliot, 1913)

Presbytis, *Semnopithecus*, *Pygathrix* und *Nasalis* (Brandon-Jones, 1984, 1996b)

Presbytis, *Pygathrix*, *Nasalis* und *Simias* (Napier, 1985)

fünf Gattungen: *Presbytis*, *Nasalis*, *Simias*, *Rhinopithecus* und *Pygathrix* (Hill, 1968, 1972; Napier & Napier, 1967)

Presbytis, *Semnopithecus*, *Trachypithecus*, *Nasalis* und *Pygathrix* (Groves, 1989; Brandon-Jones, 2001)

sechs Gattungen: *Presbytis*, *Semnopithecus*, *Trachypithecus*, *Pygathrix*, *Simias* und *Nasalis* (Oates et al., 1994)

sieben Gattungen: *Presbytis*, *Semnopithecus*, *Trachypithecus*, *Pygathrix*, *Simias*, *Nasalis* und *Rhinopithecus* (Groves, 2001)

Die unklaren Grenzen zwischen den Genera erschweren vermutlich auch eine Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen, da so in den Datensätzen kladistischer Arbeiten die Daten ganz unterschiedlich zusammengefasst werden, je nach dem, welcher Klassifikation man folgt.

Einige der rezenten Klassifikationen sind in Tabelle 1.1 detaillierter dargestellt. Die uneinheitlichen Ansichten zur Systematik und Nomenklatur der Presbytini erschweren die Beschreibung und Diskussion der Taxa. Für die vorliegende Arbeit mußte daher zunächst eine der verschiedenen Klassifikationen als Ausgangsbasis und Arbeitsgrundlage gewählt werden. Zu diesem Zweck wird im Folgenden bewusst die Klassifikation und Nomenklatur von Groves (2001) verwendet. Diese Klassifikation zeichnet sich unter anderem dadurch aus, daß besonders viele Taxa anerkannt werden. Dadurch reduziert sich in unseren Analysen die Wahrscheinlichkeit, daß versehentlich paraphyletische Taxa miteinander zusammengefasst werden. Die Anzahl der Arten und Unterarten nach dieser Klassifikation sind in Tabelle 1.2 zusammengefasst.

Tabelle 1.1. Verschiedene Klassifikationen der Presbytini

Hill (1968)	Napier (1985)	Brandon-Jones (1996b)	Groves (2001)
Genus <i>Presbytis</i> Subgenus <i>Semnopithecus</i>	Genus <i>Presbytis</i> <i>P. entellus</i> group <i>P. entellus</i>	Genus <i>Semnopithecus</i> Subgenus <i>Semnopithecus</i> <i>S. entellus</i> <i>S. hypoleucos</i>	Genus <i>Semnopithecus</i> <i>S. entellus</i> <i>S. ajax</i> <i>S. hector</i> <i>S. schistaceus</i> <i>S. hypoleucos</i> <i>S. dussumieri</i> <i>S. priam</i>
Subgenus <i>Kasi</i>	<i>P. vetulus</i> group <i>P. johnii</i> <i>P. vetulus</i>	Subgenus <i>Trachypithecus</i> <i>S. johnii</i> <i>S. vetulus</i>	Genus <i>Trachypithecus</i> <i>T. vetulus</i> group <i>T. johnii</i> <i>T. vetulus</i>
Subgenus <i>Trachypithecus</i>	<i>P. cristata</i> group <i>P. cristata</i> <i>P. obscura</i> <i>P. phayrei</i> <i>P. pileata</i> <i>P. geei</i> <i>P. francoisi</i>	<i>S. cristatus</i> <i>S. auratus</i> <i>S. obscurus</i> <i>S. barbei</i> <i>S. pileatus</i> <i>S. geei</i> <i>S. francoisi</i> <i>S. hatinhensis</i> <i>S. delacouri</i> <i>S. laotum</i>	<i>T. cristatus</i> group <i>T. cristatus</i> <i>T. barbei</i> <i>T. auratus</i> <i>T. germaini</i> <i>T. obscurus</i> group <i>T. obscurus</i> <i>T. phayrei</i> <i>T. pileatus</i> group <i>T. pileatus</i> <i>T. shortridgei</i> <i>T. geei</i> <i>T. francoisi</i> group <i>T. francoisi</i> <i>T. poliocephalus</i> <i>T. hatinhensis</i> <i>T. delacouri</i> <i>T. laotum</i> <i>T. ebenus</i>
Subgenus <i>Presbytis</i>	<i>P. melalophos</i> group <i>P. melalophos</i> <i>P. comata</i> <i>P. thomasi</i> <i>P. hosei</i> <i>P. frontata</i> <i>P. potenziანი</i> <i>P. rubicunda</i>	Genus <i>Presbytis</i> <i>P. melalophos</i> <i>P. femoralis</i> <i>P. siamensis</i> <i>P. comata</i> <i>P. fredericae</i> <i>P. frontata</i> <i>P. potenziანი</i> <i>P. rubicunda</i>	Genus <i>Presbytis</i> <i>P. melalophos</i> <i>P. femoralis</i> <i>P. chrysomelas</i> <i>P. siamensis</i> <i>P. natunae</i> <i>P. comata</i> <i>P. thomasi</i> <i>P. hosei</i> <i>P. frontata</i> <i>P. potenziანი</i> <i>P. rubicunda</i>
Genus <i>Pygathrix</i>	Genus <i>Pygathrix</i> Subgenus <i>Pygathrix</i> <i>P. nemaesus</i>	Genus <i>Pygathrix</i> Subgenus <i>Pygathrix</i> <i>P. nemaesus</i> <i>P. nigripes</i>	Genus <i>Pygathrix</i> <i>P. nemaesus</i> <i>P. nigripes</i> <i>P. cinerea</i>
Genus <i>Rhinopithecus</i>	Subgenus <i>Rhinopithecus</i> <i>P. roxellana</i>	Subgenus <i>Rhinopithecus</i> <i>P. roxellana</i> <i>P. avunculus</i> <i>P. bieti</i> <i>P. brelichi</i>	Genus <i>Rhinopithecus</i> <i>R. roxellana</i> <i>R. avunculus</i> <i>R. bieti</i> <i>R. brelichi</i>
Genus <i>Nasalis</i>	Genus <i>Nasalis</i> <i>N. larvatus</i>	Genus <i>Nasalis</i> Subgenus <i>Nasalis</i> <i>N. larvatus</i>	Genus <i>Nasalis</i> <i>N. larvatus</i>
Genus <i>Simias</i>	Genus <i>Simias</i> <i>S. concolor</i>	Subgenus <i>Simias</i> <i>N. concolor</i>	Genus <i>Simias</i> <i>S. concolor</i>

Tabelle 1.2. Anzahl der Arten und Taxa (Unterarten) aller Genera der Presbytini nach Groves (2001)

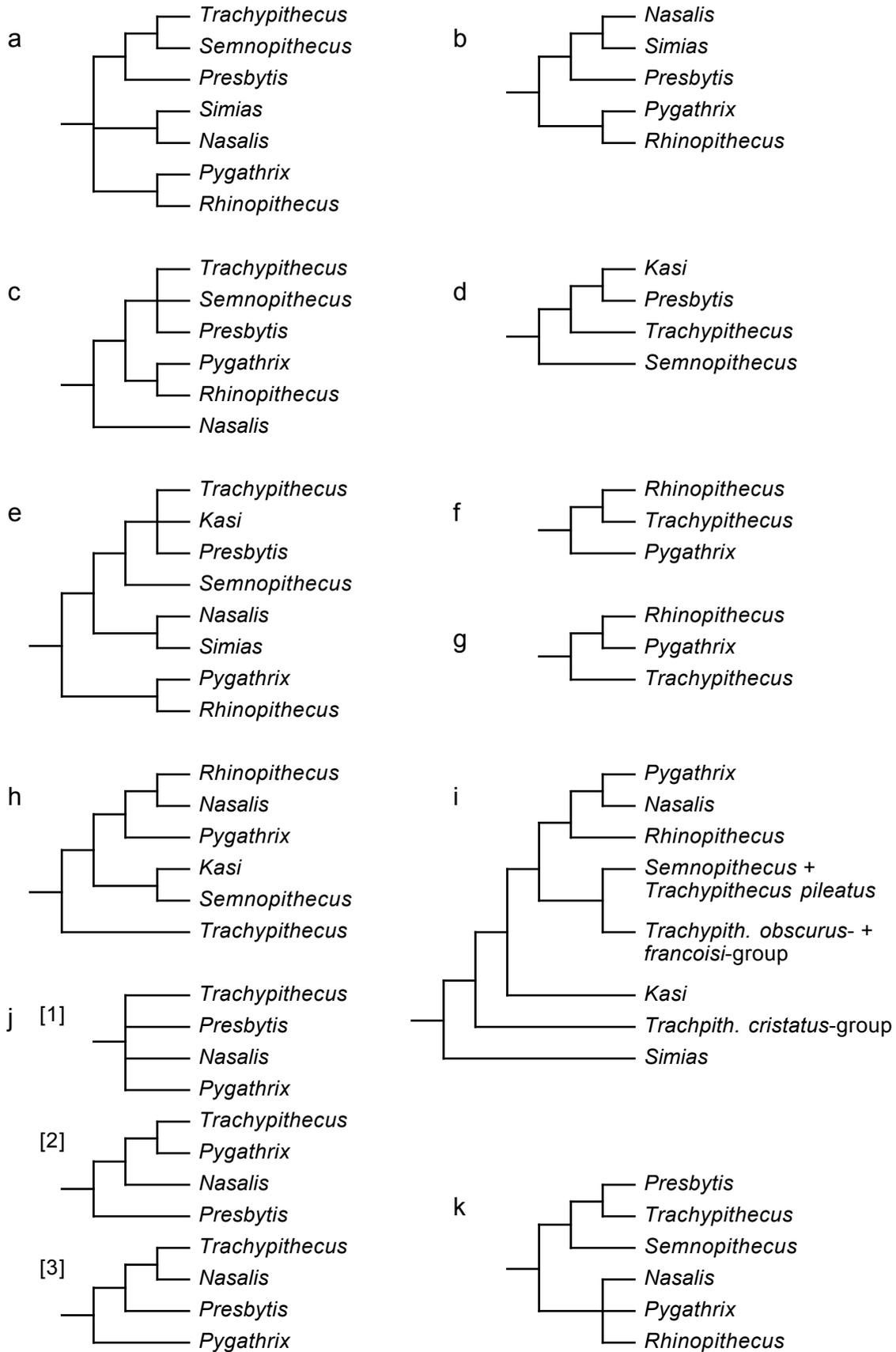
Genera der Presbytini	Anzahl Arten	Anzahl Taxa
<i>Semnopithecus</i>	7	8
<i>Trachypithecus</i>	17	34
<i>Presbytis</i>	11	31
<i>Pygathrix</i>	3	3
<i>Rhinopithecus</i>	4	6
<i>Nasalis</i>	1	1
<i>Simias</i>	1	2
Total	44	85

Die Ansichten über die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Presbytini sind nach wie vor uneinheitlich. Selbst innerhalb einer einzelnen Studie kann es zu inkompatiblen Resultaten kommen. So kam zum Beispiel Zain (2001) zu verschiedenen Phylogenien, je nachdem, welchen Bereich des Erbgutes er untersuchte.

Die Diskussionen konzentrieren sich hauptsächlich auf die Languren-Gruppe (Gattungen *Presbytis*, *Semnopithecus* und *Trachypithecus*, siehe unten), während die übrigen Genera weniger umstritten sind. Einige der bisher publizierten Phylogenien sind in Abbildung 1.4 zusammengestellt.

Groves (2001) fasst die Gattungen *Semnopithecus*, *Trachypithecus* und *Presbytis* in der sogenannten Languren-Gruppe (*langur group*) zusammen und stellt diese der *odd-nosed*-Gruppe gegenüber, obwohl er betont, daß die Monophylie der letzteren ungewiss sei. Nachfolgend wird diese provisorische Einteilung beibehalten.

Abbildung 1.4 (nachfolgende Seite). Zusammenstellung verschiedener Ansichten zu den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Gattungen der Presbytini: (a) Strasser und Delson (1987: kranio-metrische und dentale Aspekte, sowie Merkmale des postkranialen Skeletts); (b) Peng et al. (1993a: kranio-metrische und dentale Aspekte, sowie Merkmale des postkranialen Skeletts); (c) Groves und Chestwood (1994: kranio-metrische und dentale Aspekte, sowie Merkmale des postkranialen Skeletts); (d) Peng et al. (1994: kranio-metrische und dentale Aspekte); (e) Purvis (1995: Konsens-Phylogenie); (f) Wang et al. (1995: rDNA); (g) Wang et al. (1997: mtDNA: ND3, ND4L, ND4, tRNAs); (h) Zhang und Ryder (1998: mtDNA: cyt. b); (i) Jablonski (1998: kranio-metrische und dentale Aspekte, sowie Merkmale des postkranialen Skeletts. (In dieser Abbildung fehlen die afrikanischen Colobinae. Im Original sind sowohl afrikanische, als auch asiatische Colobinae paraphyletisch!); (j) Zain (2001: [1] mtDNA: ND3, ND4L, ND4, tRNAs; [2] väterliche Y-Chromosom-Marker; [3] autosomale Marker: IRBP Intron 3); (k) Pan und Groves (2002: Morphometrie dentaler Aspekte).



Languren-Gruppe

Allgemein

In der Languren-Gruppe ist besonders die Stellung von *Trachypithecus* und *Semnopithecus* zueinander unklar. Im Folgenden soll versucht werden, die verschiedenen existierenden Ansichten kurz darzustellen.

Über das Auftreten von Hybridisierung zwischen *Semnopithecus* und *Trachypithecus* wurde verschiedentlich berichtet (Corbet, 1992; Hohmann, 1988b). Basierend darauf und aus anderen Gründen akzeptieren manche Autoren die Eigenständigkeit der Gattung *Trachypithecus* nicht (Brandon-Jones, 1996a, b; Corbet, 1992). Die meisten Autoren gehen jedoch davon aus, daß es sich um zwei voneinander getrennte Gattungen handelt (Geissmann, 2003; Groves, 2001; Oates et al., 1994). Wang et al. (1999) weisen in diesem Zusammenhang auf die Tatsache hin, daß speziell in Gefangenschaft Mischlingsnachkommen zwischen verschiedenen Primatengattungen durchaus nicht unüblich sind (siehe auch Chiarelli, 1973; van Gelder, 1977).

Weniger Einigkeit herrscht darüber, wie die Grenzen zwischen *Trachypithecus* und *Semnopithecus* zu ziehen sind, wobei insbesondere die Affinitäten von *T. johnii* und *T. vetulus* (hier: Untergattung *Kasi*) und der Arten *T. geei* und *T. pileatus* unklar sind (z.B. Jablonski, 1998).

Indische Languren (*Semnopithecus*)

Traditionell werden die Vertreter der Gattung *Semnopithecus* als eine einzige Art (*S. entellus*) betrachtet (z.B. Groves, 1989; Oates et al., 1994; Rowe, 1996). Es ist jedoch davon auszugehen, daß es sich um mehrere Arten mit teilweise deutlichen Unterschieden in Körpergewicht und Skelettmorphologie handelt (Geissmann, 2003, Groves, 2001). Groves (2001) anerkennt – basierend auf Daten über die Fellfärbung und -gestaltung, Körpergröße und Morphologie – sieben Arten. Auch in der Art, den Schwanz zu tragen, unterscheiden sich einige Populationen von *Semnopithecus* zum Teil deutlich voneinander (Roonwal, 1984; Tak & Kumar, 1984).

Das Natakleid der Jungtiere von *Semnopithecus* ist schwarzbraun, ganz im Gegensatz zu dem gelben Natakleidern der meisten *Trachypithecus*-Arten (siehe unten) (Alley, 1980; Geissmann, 2003; Groves, 2001; Tilson, 1976).

Lutungs oder Haubenlanguren (*Trachypithecus*)

Groves (2001) stellt diese Gattung eigenständig neben *Semnopithecus*, wenngleich er ihre Monophylie infrage stellt. Andere Autoren bevorzugen eine Einordnung von *Trachypithecus* als Untergattung von *Semnopithecus* (Brandon-Jones, 1984; Strasser & Delson, 1987).

Von *Semnopithecus* unterscheiden sich die Vertreter der Gattung *Trachypithecus* unter anderem durch weniger stark ausgebildete Überaugenwülste und weitere morphologische Merkmale des Schädels (Groves, 2001; Napier, 1985).

Das Nataalkleid der Jungtiere ist, anders als bei *Semnopithecus*, nicht schwarzbraun, sondern meist golden (Groves, 2001; Oates et al., 1994). Eine Ausnahme bilden hier die Arten *T. pileatus* und *T. geei*, deren Jungtiere ein cremig-weisses (Stanford, 1991), beziehungsweise orange-braun bis graues Fell (Bennett & Davies, 1994, Kapitel 5) tragen. In einer morphologischen Untersuchung gelangte Jablonski (1998) zu dem Ergebnis, daß *T. pileatus* sich einen Ast mit *Semnopithecus* teilt. Dabei wurden kranio-metrische und dentale Aspekte, sowie Merkmale des postkranialen Skeletts berücksichtigt.

Eine weitere ungeklärte Frage ist die Stellung der Arten *T. vetulus* und *T. johnii*, die oft in dem Subgenus *Kasi* zusammengefasst werden. Basierend auf einer morphologischen Untersuchung von Schädelmerkmalen stellten Peng et al. (1994) *Kasi* in einem Ast mit *Presbytis* zusammen. Groves (1970) schätzte *T. vetulus* und *T. johnii* als eventuell einer Art zugehörig ein, die intermediär zwischen *Semnopithecus* und *Trachypithecus* einzuordnen wäre. Während morphologische Merkmale des Schädels und die Farbe des Nataalkleids diese näher zur Gattung *Trachypithecus* stellen würden, wiesen die Extremitäten-Indices Ähnlichkeiten mit denen von *Semnopithecus* auf (Groves, 1970). Eine Analyse mitochondrialer Gensequenzen (Cytochrom b) von Zhang und Ryder (1998) zeigte *Kasi* als Schwestergruppe zu *Semnopithecus* (C. Roos, zitiert in Groves, 2001, S.262, fand dasselbe Resultat), während die Arten *T. francoisi* und *T. phayrei* ein Schwestertaxon zu allen restlichen asiatischen Colobinae bildeten.

Mützenlanguren oder Surilis (*Presbytis*)

Von den anderen zwei Genera der Langurengruppe sind die Arten der Gattung *Presbytis* durch eine Reihe kraniodentaler Merkmale zu unterscheiden: Das Gesicht ist relativ kurz und besitzt nur schwach ausgebildete Überaugenwülste. Das Hyponucleid des dritten Molars ist reduziert oder fehlt, und bei der Okklusion der Incisivi zeigt sich ein starker Unterbiss (Brandon-Jones, 1984; Napier, 1985; Oates et al., 1994). Die Beine sind bei *Presbytis* relativ lang (Intermembralindex 76, ähnlich auch zu *T. vetulus*) (Groves, 2001).

Ihren deutschen Namen verdanken die Mützenlanguren ihrer deutlichen Neigung zur Schopfbildung. Das üblicherweise weißliche Nataalkleid der *Presbytis*-Arten zeigt auf dem Rücken einen dicken Längsstreifen, der in einigen Fällen von einem über die Schulterblätter verlaufenden Streifen gekreuzt wird (*cruciger-pattern*) (Groves, 2001).

Die Gattung *Presbytis* hat, gemessen an der Grösse des Verbreitungsgebietes, wohl die stärkste Radiation innerhalb der Presbytini erfahren. Wahrscheinlich ist dies auf wiederholte Aufsplitterungen des Verbreitungsgebietes in isolierte Inseln als Folge eiszeitlicher Meeresspiegelschwankungen zurückzuführen. So entstanden zahlreiche stark unterschiedlich gefärbte

Populationen, deren systematischer Status zum Teil unbekannt ist. Zudem kommt es bei der Fellfärbung zu Polymorphismus oder zumindest einer starken Variabilität innerhalb einiger Populationen (Brandon-Jones, 1996a, b; Geissmann, 2003).

Folge dieser Umstände ist eine kontrovers geführte Diskussion über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattung. Da die verschiedenen Arten sich im Skelett kaum voneinander unterscheiden (Medway, zitiert in Napier & Napier, 1970), wurden meist die Fellfärbung (Brandon-Jones, 1984; Napier, 1985), oder die Art der *loud calls* (Aimi & Bakar, 1992, 1996; Wilson & Wilson, 1975) untersucht.

Sowohl bei der Anzahl der anerkannten Arten und Unterarten, als auch bei der Zuordnung einzelner Unterarten zu den Arten existieren von Autor zu Autor große Unterschiede. So wurde beispielsweise die sumatranische Form *margae* als Unterart von *P. melalophos* (Wilson & Wilson, 1977), *P. thomasi* (Napier, 1985), *P. femoralis* (Whitten, 1987) oder jüngeres Synonym von *P. melalophos sumatrana* (Aimi & Bakar, 1992) klassifiziert.

odd-nosed-Gruppe

Allgemein

In der sogenannten *odd-nosed*-Gruppe sind diejenigen Presbytini zusammengefasst, die besondere anatomische Modifikationen der Nase aufweisen. Obwohl relativ viele Autoren diese Einteilung verwenden, ist nach wie vor ungeklärt, ob es sich hierbei um mehr als nur eine informelle Gruppierung handelt.

Groves (2001) teilt die vier von ihm anerkannten Gattungen hauptsächlich auf Grund kranialer Merkmale in der Morphologie in zwei Paare: Zum einen *Nasalis* und *Simias aus der Sundaregion* und zum anderen die auf dem Festland beheimateten Gattungen *Rhinopithecus* und *Pygathrix*. Verschiedene morphologische (Penget al., 1993a; Pan & Groves, 2002; Strasser & Delson, 1987) und molekularbiologische (Wang et al., 1997) Untersuchungen legen eine Monophylie zumindest für letzteres Paar nahe.

Die von *Nasalis* und *Rhinopithecus* geteilten Merkmale wie Körpergröße, das Maß terrestrischer Aktivität und die Extremitätenproportionen betrachten Jablonski et al. (1998) als Simplesiomorphien.

Darüber, ob *Pygathrix* und *Rhinopithecus* auf Gattungsebene oder lediglich auf dem Niveau von Untergattungen zu unterscheiden sind, herrscht unter den Autoren Uneinigkeit: Während beispielsweise Napier (1985) und Oates et al. (1994) *Rhinopithecus* als Subgenus unter die Gattung *Pygathrix* einordnen, betrachten Geissmann (2003), Peng et al. (1993a) und Groves (2001) *Rhinopithecus* als selbstständige Gattung. Groves (1970) geht von einem engeren Verwandtschaftsverhältnis zwischen den Gattungen *Simias* und *Nasalis* als zwischen *Pygathrix* und *Rhinopithecus* aus. Diese beiden Paare seien unter anderem dadurch zu unterscheiden, daß *Nasalis* und *Simias* lange und schmale Nasalknochen besitzen, während *Rhino-*

pithecus und *Pygathrix* kürzere und ein- oder beidseitig eingedrückte Nasalknochen besitzen (Groves, 1970).

Nasenaffen (*Nasalis*)

Die Gattung *Nasalis* umfasst nur eine Art, den Nasenaffen (*N. larvatus*). Bei der Einordnung der Gattung *Nasalis* im Stammbaum der Colobinae unterscheiden sich die Arrangements verschiedener Autoren teils wesentlich voneinander

Teilweise wurde sogar vorgeschlagen, die Gattung *Nasalis* gemeinsam mit *Simias* in einem von allen anderen asiatischen Colobinae getrennten, basalen Ast zu positionieren (Groves & Chestwood, 1994).

Pageh-Stumpfnasen (*Simias*)

Auch die Stumpfnasen stellen eine monotypische Gattung mit nur einer Art (*S. concolor*) dar. Mit der Gattung *Nasalis* sind sie vermutlich eng verwandt (Geissmann, 2003). Die Ähnlichkeiten gehen so weit, daß Groves (2001) *Simias* sogar als "kleinere Version" von *Nasalis* bezeichnet. Wie bei *Nasalis* ist der Daumen nur schwach reduziert (Geissmann, 2003), und auch der starke Geschlechtsdimorphismus in Körpergewicht und Eckzahnlänge ist beiden Gattungen gemein (Groves, 2001). Als einziger Colobine besitzt *Simias* einen kurzen, und nur schwach behaarten Schwanz und etwa gleich lange Vorder- und Hinterextremitäten (Geissmann, 2003).

Kleideraffen (*Pygathrix*)

Die Kleideraffen zeigen – anders als die restlichen Gattungen der *odd-nosed*-Gruppe – kaum Geschlechtsdimorphismus im Körpergewicht (8-11kg) (Napier, 1985). Von einigen Autoren werden die Stumpfnasen (Gattung *Rhinopithecus*) als Untergattung der Gattung *Pygathrix (sensu strictu)* zugeordnet (siehe unten).

Innerhalb der Kleideraffen (Gattung *Pygathrix sensu strictu*) unterschied man ursprünglich nur zwei Unterarten, den rotschenkligen (*P. nemaesus nemaesus*) und den schwarzschenkligen Kleideraffen (*P. nemaesus nigripes*) (Napier, 1985, Weitzel et al., 1988, Jablonski, 1995). Wirth et al. (1991) und Nadler (1997) beschrieben grauschenklige Tiere mit unbekanntem Status. In der Taxonomie von Groves (2001) sind diese drei Formen als eigenständige Arten (*P. nemaesus*, *P. nigripes*, *P. cinerea*) aufgeführt. Ein Stammbaum, der durch die Untersuchung einer 576 Basenpaare langen Sequenz mitochondrialer DNA (Cytochrom b Gen) gewonnenen wurde, bestätigt die Monophylie der drei Arten, stellt jedoch *P. cinerea* und *P. nemaesus* auf einem Ast zusammen, während der Ast von *P. nigripes* basaler abzweigt (Roos & Nadler, 2001).

Stumpfnasen (*Rhinopithecus*)

Die Stumpfnasen (Gattung *Rhinopithecus*) werden von einigen Autoren als Untergattung von *Pygathrix* angesehen (z.B. Groves, 1970; Napier, 1985; Oates et al., 1994; Rowe, 1996), während andere von ihrer Eigenständigkeit als Gattung ausgehen (Elliot, 1913; Groves, 2001; Hill, 1968, 1975; Napier & Napier, 1967).

Die Vertreter dieser Gattung zeichnen sich wie auch die Nasenaffen (Gattung *Nasalis*) durch einen starken Geschlechtsdimorphismus im Körpergewicht aus. Die Artbildung innerhalb der Gattung wird von einigen Autoren mit der Anhebung des tibetanischen Plateaus und pleistozänen Klimawechseln in Verbindung gebracht (Jablonski, 1998). Die vier allopatrischen Formen teilten Napier und Napier (1967) in zwei Arten ein: *Rhinopithecus roxellanae* (*sensu lato*) mit den drei chinesischen Formen (*bieti*, *brelichi* und *roxellanae*) und *Rhinopithecus avunculus* in Vietnam. Groves erhob von den chinesischen Taxa zunächst *brelichi* zu einer eigenständigen Art neben *R. roxallana* (1979) und anerkennt – basierend auf Studien chinesischer Zoologen (z.B. Li et al., 1982) – inzwischen auch den Artstatus von *R. bieti* (Groves, 1989, 2001). Auch die Ergebnisse einer Studie kranio-metrischer und dentaler Aspekte, sowie Merkmale des postkranialen Skeletts (Jablonski, 1998) unterstützen die Vorstellung von vier selbstständigen Arten. Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Arten untereinander besteht keine Einigkeit (Peng et al., 1987, 1993a; Zhang & Ryder, 1998).

Obwohl Peng et al. (1993a) in einer morphologischen Untersuchung von Schädelmerkmalen keine signifikanten Unterschiede zwischen *R. avunculus* und den anderen *Rhinopithecus*-Taxa feststellen konnten, wird *R. avunculus* von einigen Autoren (z.B. Jablonski, 1994, 1998; Peng et al., 1993a) noch mit dem von Pocock (1934) kreierte Namen "*Presbytiscus*" bezeichnet.

1.3 Der *loud call*

Loud calls (oder *long calls*) wurden für die meisten der rezenten Primatenarten beschrieben (z.B. Geissmann, 2000; Snowdon, 1989). Bei den *loud calls* handelt es sich um laute und über weite Entfernungen hörbare Vokalisationen, die bevorzugt von adulten Männchen produziert werden. Ihre Präsentation erfolgt oft mit charakteristischen Fortbewegungs-Displays (Herumspringen, Äste-Schütteln und ähnlichem).

Auch unter den Colobinae besitzen die meisten der untersuchten Arten einen *loud call* (Hill & Booth, 1957; Newton & Dunbar, 1994). Es wird gemeinhin davon ausgegangen, daß die eigentlichen *loud calls* (*loud calls sensu strictu*) an andere Gruppen gerichtet sind und der Wahrung des Intergruppen-Abstands dienen oder bei Begegnungen zwischen Gruppen eine territoriale Funktion übernehmen. Darüber hinaus könnten *loud calls* auch zum Anlocken von Weibchen und zur Erhaltung des Gruppenzusammenhalts während der Bewegung verwendet werden (Bennett, 1983). Hieraus ergibt sich, daß der *loud call* zum einen artspezifisch sein

und zum anderen auch Informationen über die Identität des rufenden Tieres enthalten muß (Moynihan, 1970). Die genannten Funktionen sind jedoch bisher für die Colobinae nicht experimentell belegt (Cheney, 1987).

Zusätzlich sind von verschiedenen Primaten auch andersklingende laute Vokalisationen bekannt, die möglicherweise mit den *loud calls sensu strictu* verwandt sind. Dazu gehören Rufe, die im Alarm-Kontext ausgestoßen werden (z.B. gegen potentielle Fressfeinde). Auch diese Rufe werden bei manchen Colobinen ebenfalls bevorzugt von Männchen geäußert. Sie klingen anders und oft weniger stereotyp als die eigentlichen *loud calls*. Erschwerend kommt bei der Auswertung jedoch hinzu, daß auch letztere durchaus im Alarmkontext auftreten können und daß bei manchen Arten die Häufigkeit der beiden Ruftypen stark unterschiedlich ist.

Gautier und Gautier (1977) unterteilen die *loud calls* im weiteren Sinne in zwei Gruppen, die sie als Typ I und Typ II bezeichnen. Die *loud calls* vom Typ I zeichnen sich laut Gautier und Gautier durch eine besonders geringe strukturelle Variabilität aus und besitzen demzufolge eine große strukturelle Originalität. *Loud calls* dieses Typs werden ausschließlich von Männchen ausgestoßen, denen der Status eines sozialen Führers zukommt und können von nichtvokalen Geräuschen (z.B. durch Ästeschütteln, siehe oben) begleitet sein. Diese *displays* weisen anscheinend, wie auch der *loud call* einen recht stereotypen Charakter. Am Morgen und am Abend, wenn sich die Gruppen in der Nähe ihrer Schlafplätze befinden, kann es zu einer Häufung bei der Vokalisation von Typ I *loud calls* kommen. Da es oft schwer ist, einen konkreten Stimulus für die Emission eines Typ I *loud calls* zu identifizieren, verwenden viele Autoren den Terminus der "spontanen" Äusserung. Daneben gibt es aber auch eine Reihe von konkreten Ereignissen, wie beispielsweise Alarmrufe von Vertretern der eigenen Art, Donnerschläge, das Geräusch fallender Bäume, oder brechender Äste, Gewehrschüsse, das Auftauchen von Raubvögeln oder Menschen, die einen Typ I *loud call* auslösen können. Laut Struhsaker (1970) ist allen diesen Vorkommnissen gemein, daß sie das Potential besitzen, den Zusammenhalt der sozialen Gruppe zu stören. Von diesen möglichen Auslösern scheint der Ruf von einem Männchen der benachbarten Gruppe bei den meisten Arten am häufigsten einen Typ I *loud call* zu provozieren (Gautier & Gautier, 1977).

Die *loud calls* vom Typ II unterscheiden sich von den Typ I *loud calls* laut Gautier und Gautier (1977) vor allem darin, daß erstere nicht ausschließlich von adulten Männchen mit hohem sozialen Status geäußert werden, und in der größeren Variabilität der Typ II *loud calls*. Zudem sei von einer engen Beziehung der Typ II *loud calls* mit den Alarmrufen auszugehen. Die Typ II *loud calls* können durch ähnliche Stimuli wie die vom Typ I ausgelöst werden und ähneln diesen auch in der Intensität.

In der vorliegenden Studie entsprechen die *loud calls sensu strictu* dem Typ I und die Alarmrufe dem Typ II von Gautier und Gautier (1977).

In der vorliegenden Arbeit wurden noch weitere laute Rufe der Männchen mit einbezogen, für die wir eine Artspezifität aufzuweisen schienen. Hierbei handelt es sich um die sogenannten *brays*, die wir nur bei den Gattungen *Nasalis*, *Pygathrix* und *Rhinopithecus* gefunden haben und über deren allfällige Homologie zu Rufen anderer Presbytini nichts bekannt ist.

1.4 Vokalsystematik der Primaten

Bei der Analyse von Vokalisationen zur Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen handelt es sich um eine schon mehrfach an Primatengruppen durchgeführte Untersuchungsmethode. Sie wurde unter anderem erfolgreich zur Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Krallenaffen (Callitrichidae: Snowdon, 1993; Wittiger, 2002), Stummelaffen (Colobini: Oates & Trocco, 1983; Oates et al., 2000), Meerkatzen (Cercopithecini: Gautier, 1989), Galagos (Galagonidae: Zimmermann, 1990), Lemuren (Lemuriformes: Macedonia & Stanger, 1994; Stanger, 1995) und Gibbons (Hylobatidae: Geissmann, 1993, 2002; Haimoff et al., 1982) eingesetzt.

Marshall und Marshall (1976) stellten fest, daß insbesondere die von den adulten Gibbonmännchen ausgestoßenen Rufe stark mit einer auf Fellfärbungen basierenden Klassifizierung korrelieren. Oates und Trocco (1983) bewerteten Vokalisationen und insbesondere die *loud calls* erwachsener Männchen als eines der stabilsten primaten-taxonomischen Merkmale überhaupt und betrachten sie daher und auf Grund ihrer guten Verfügbarkeit als besonders geeignet für taxonomische und phylogenetische Untersuchungen. Eine Untersuchung zur Phylogenie der Gibbons (Hylobatidae) (Geissmann, 2002), bei der Vokaldaten im Vergleich zu gleich großen Datensätzen aus anatomischen Daten oder aus Fellfärbungsmerkmalen eine bessere phylogenetische Auflösung auf Artniveau ermöglichten und stabilere Bäume produzierten, scheint diese Hypothese zu bestätigen.

1.5 Vokalsystematik der Presbytini

Es wurden bereits wiederholt markante Unterschiede zwischen den *loud calls* einiger Colobinen-Arten festgestellt (Hill & Booth, 1957; Hohmann, 1988a, b; Medway, 1970; Ruhiyat, 1983) und es wurde vorgeschlagen, diese als Grundlage für systematische Untersuchungen zu verwenden (Presbytini: Aimi & Bakar, 1992; Kawamura, 1984; Wilson & Wilson, 1975, 1977; Colobini: Oates & Trocco, 1983; Oates et al., 2000).

Trotzdem gibt es bisher kaum Studien, die Rufe für die Systematik der Presbytini anwenden. Einzig für die sumatranischen Vertreter der Gattung *Presbytis* wurde – basierend auf den Unterschieden der *loud calls* – eine Einteilung in drei Arten (*P. femoralis*, *P. melalophos* und *P. thomasi*) vorgeschlagen (Aimi & Bakar, 1992; Wilson & Wilson, 1975, 1977). Zudem betonten Wilson und Wilson (1975, 1977) die vokale Ähnlichkeit zwischen

P. thomasi und dem auf den Mentawai-Inseln beheimateten *P. potenzi*. Kawamura (1984) beschrieb zusätzlich Unterschiede im *loud call* zwischen *P. thomasi* und *P. potenzi*. Zusätzlich entwarf er für mehrere Vertreter der Presbytini eine Art Verwandtschaftsdiagramm, das auf den Ähnlichkeiten ihrer *loud calls* basierte. Sein Diagramm ist in Abbildung 1.5 dargestellt.

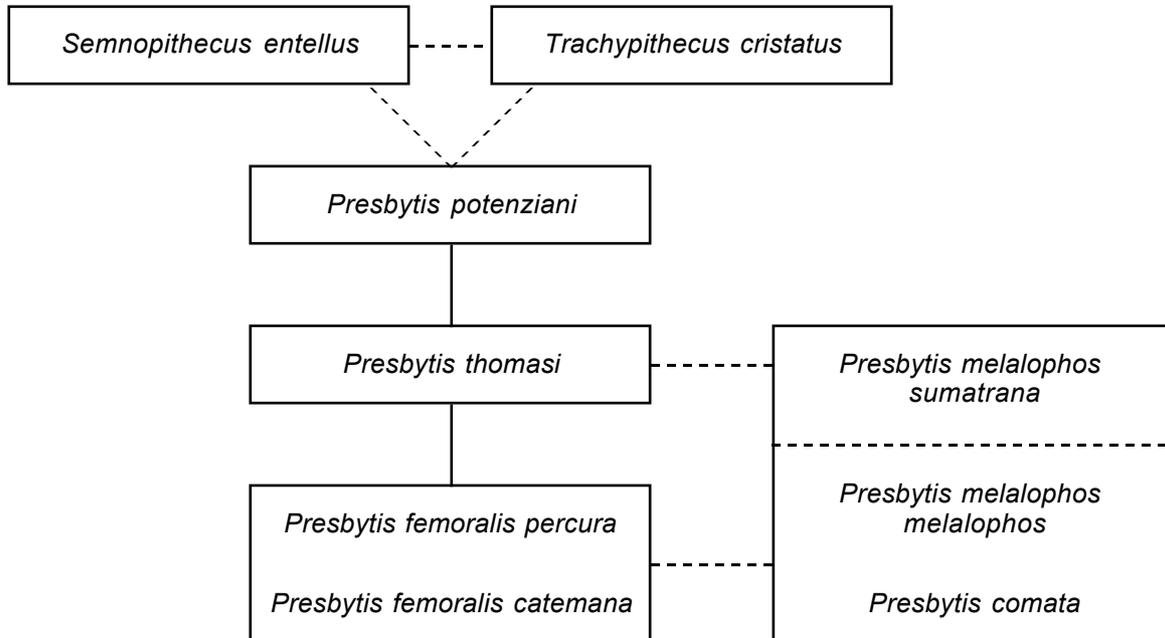


Abbildung 1.5. Vermutete verwandtschaftliche Beziehungen einiger Vertreter der Presbytini, basierend auf der Ähnlichkeit ihrer *loud calls*, nach Kawamura (1984). Die Nomenklatur wurde nach Groves (2001) aktualisiert.

2. Material und Methoden

2.1 Tonaufnahmen

Ein Großteil der Tonaufnahmen stammt aus Dr. Thomas Geissmanns Soundarchiv. Darüber hinaus stellten verschiedene Wissenschaftler, von denen ich hier insbesondere Jan Vermeer und Vincent Nijman erwähnen möchte, weitere Aufnahmen für die Auswertung zur Verfügung. Zudem konnte ich die Stichprobenanzahl mit Aufnahmen aus dem Archiv der *British Library*, publizierten CDs (Klum & Klum, 1998; Roché, 1994) und Dokumentarfilmen (Euden & Evans, 1998; Fend, 1986, 1989, 1990; Nightingale & Britton, 1993; Shi & Xi, 2002; Zhang, 2002) erhöhen. Ergänzend wurden veröffentlichte Sonagramme von *loud calls* von *Simias concolor* (Tenaza, 1989) und *Presbytis femoralis percura* (Megantara, 1989) mit in die qualitative Analyse einbezogen, aber nicht vermessen. Weitere Informationen über die Existenz von Heullauten wurden für einige Arten aus der Literatur entnommen (*Trachypitecus cristatus*: Brotisworo, 1991; *T. obscurus*: Curtin, 1980; *T. geei*: Oboussier & Maydell, 1959).

Genauere Angaben zum Aufnahmeort und zur aufnehmenden Person sind, soweit vorhanden, für sämtliche Stichproben im Anhang 1 aufgelistet. Die Stichprobengrößen (Anzahl der Individuen und Anzahl der Rufe) für alle in die Auswertung eingegangenen Taxa sind im Anhang 2 angeführt.

Im Anhang 3 findet sich eine Liste der für die Tonaufnahmen verwendeten technischen Hilfsmitteln, sofern diese bekannt sind.

Die für diese Studie verfügbaren Tonaufnahmen decken praktisch das gesamte Verbreitungsgebiet der Presbytini ab. Karten der Stichprobenlokalitäten sind, getrennt für die einzelnen Gattungen, in den Anhängen 4-7 zu finden. Ein Gazetteer aller Aufnahmelokalitäten und – sofern bekannt – ihrer Koordinaten wird in Anhang 8 präsentiert.

2.2 Sonographische Auswertung

2.2.1 Digitalisieren

Die auf Kassetten befindlichen Aufnahmen wurden anschließend mit Hilfe eines Sony TC-D5M auf einem Power Macintosh G3 digitalisiert. Hierfür wurde das Programm Canary (*Cornell Laboratory of Ornithology*), Version 1.2.4 verwendet. Die *sampling rate* betrug beim Digitalisieren 22 kHz und die *sample size* 16 bit. Auf Audio-CD zugeschnittene Stichproben wurden von dem im Computer eingebauten CD-Spieler abgespielt und bei gleichen Einstellungen digitalisiert. Andere bereits im digitalisierten Zustand zugesandten Aufnahmen wurden

mit dem Programm SoundApp, Version 2.6.1, unter Beibehaltung der ursprünglichen Digitalisierungseinstellungen in AIFF-Dokumente konvertiert, die von Canary aus zu öffnen sind.

2.2.2 Erstellen der Sonogramme

Die Sonogramme wurden mit dem Programm Canary (*Cornell Laboratory of Ornithology*), Version 1.2.4 erstellt, welches die Sonogramme durch eine *Fast-Fourier-Transformation* (FFT) errechnet (Charif et al., 1995). Da die hierbei zur Verfügung stehenden Einstellungen von der *sampling rate* und der *sample size* beim Digitalisieren abhängig sind, konnte ein geringer Anteil der Sonogramme nicht exakt bei den gleichen Einstellungen berechnet werden, wie sie für die Mehrheit der Aufnahmen verwendet wurde. Experimentell konnte jedoch ermittelt werden, daß die unterschiedlichen Einstellungen auf die Ergebnisse der Messwerte keinen Einfluß hatten.

Wann immer diese Einstellung möglich war, betrug die *FFT size* der Sonogramme 512 *points* mit einer Überlappung (*overlap*) von 75% und einer *frame length* von 512 *points* (Zeitauflösung = 5.805 msec, Frequenzauflösung = 43.07 Hz).

2.2.3 Vermessen der Sonogramme

Zur Vermessung der *loud calls* wurden mit Ausnahme der Arten *Presbytis siamensis* und *P. femoralis robinsonii* nur vollständige Rufe verwendet. Wenn zwei Tiere gleichzeitig *loud calls* produzierten und sich diese im Sonogramm so überlappten, daß man sie nicht eindeutig trennen konnte, wurden die Aufnahmen verworfen. Waren mehr als zehn Rufe aus einer Stichprobe verwertbar, wurden qualitativ minderwertige Aufnahmen von der Auswertung ausgeschlossen und der Umfang der Stichproben auf maximal zehn begrenzt. Dabei wurde darauf geachtet, daß die in die Stichprobe aufgenommenen *loud calls* in Lautanzahl, Länge, Frequenz, etc. für die ursprünglich zur Verfügung stehenden Rufe repräsentativ waren. Lediglich bei einer Stichprobe von *Pygathrix cinereus* wurden mit 29 vermessenen *loud calls* mehr als zehn Rufe verwertet, da sonst für diese Stichprobe aufgrund der stark variierenden Anzahl von Lauten in den *loud calls* kein verlässlicher Mittelwert für diese Variable zu ermitteln gewesen wäre.

Als Grundlage für die Auswahl der Aufnahmen in die weitere Analyse wurden die Sonogramme verwendet, da ihre Qualität darüber entscheidet, wie genau die verschiedenen Variablen zu messen, oder- bei qualitativen Merkmalen- zu bestimmen sind.

Neben den *loud calls* wurde mit den sogenannten *bray calls* ein weiterer Vokalisations-typ analysiert. Die Auswahl der geeigneten Aufnahmen wurde nach den gleichen Maßstäben wie bei den *loud calls* durchgeführt.

Die Variablen wurden entweder auf den gesamten *loud call*, verschiedene Abschnitte, oder die einzelnen Ex- und Inhalationslaute des *loud calls* bezogen erfasst. Um zu vermeiden, daß unterschiedliche Ruf-, oder Lauttypen miteinander verglichen wurden, wurden die ver-

schiedenen *loud call*-Typen, sowie ihre Abschnitte und Einzellaute teilweise nach Kategorien getrennt analysiert.

Von der Art lassen sich die aufgenommenen Variablen in drei Kategorien einteilen: in qualitative, numerische und metrische Variablen. Eine Auflistung der Namen und genauen Definitionen aller qualitativen, numerischen und metrischen Variablen findet sich im Anhang 9.

Qualitative Variablen

Die qualitativen Merkmale geben Auskunft über die Beschaffenheit der Sonagramme ganzer *loud calls*, bestimmter Abschnitte oder von Einzellaute von *loud calls* oder *bray calls*. Einige qualitative Merkmale betreffen die Ausprägung eines bestimmten Merkmals. So kann beispielsweise der Frequenzverlauf eines einzelnen Lautes entweder konstant, auf-, oder auch absteigend sein.

Andere qualitative Merkmale treffen Aussagen über das Vorhandensein oder Fehlen eines bestimmten Merkmals, wie etwa das von *whoops* im *loud call*. Die Abwesenheit eines Merkmals wurde mit 0 kodiert, seine Präsenz mit 1.

Numerische Variablen

Die Anzahl der Exhalationslaute im *loud call* und die Lage des in der Frequenz am stärksten abfallenden Exhalationslautes im Gruntteil stellen die beiden einzigen numerischen Variablen in dieser Arbeit dar. Beide konnten durch einfaches Abzählen an den Sonagrammen ermittelt werden.

Metrische Variablen

Diese Merkmale betreffen die Dauer der *loud calls*, die Lage der die Hauptenergie tragenden Frequenz in einzelnen Lauten und im Verlauf des gesamten Rufes, sowie die Intervalle zwischen verschiedenen Lauten. Die metrischen Variablen wurden mit Hilfe der Messfunktionen, über die Canary 1.2.4. verfügt, ermittelt.

2.3 Definitionen der Lauttypen und Ruftypen

Bei den *loud calls* vieler Presbytini sind verschiedene Lauttypen vertreten. Bei einigen Arten der Langurengruppe können bis zu vier verschiedene Lauttypen innerhalb eines *loud calls* auftreten.

Einige Arten verfügen über mehr als nur einen in Territorial- und Alarm-Kontexten geäußerten Ruftyp. Daher wurden in dieser Arbeit die Rufe bei der Analyse sowohl nach Art der Lauttypen, die sie aufwiesen, als auch nach Kontexten, in denen sie auftraten getrennt ausgewertet.

2.3.1 Art der Laute

Bei den *loud calls* der asiatischen Colobinae lassen sich bereits durch das reine Anhören der Aufnahmen drei Lauttypen unterscheiden: Während die sogenannten *whoops* einen eher tonalen Charakter aufweisen, handelt es sich bei den beiden anderen Lauttypen, den *grunts* und *tchiks* um geräuschhaftere Ereignisse, die sich untereinander vor allem in der Lage der Frequenz mit der Hauptenergie unterscheiden. Eine Einteilung der *loud calls* von *Presbytis thomasi* in drei Teile (Aimi und Bakar, 1992) dürfte auf Grund einer Unterscheidung dieser Lauttypen zu Stande gekommen sein.

Heullaute (*whoops*)

Neben ihrer Tonalität zeichnen sich die **Heullaute** (*whoops*) unter anderem durch einen typischen Anstieg der Hauptfrequenz zu Beginn und eine abfallende Frequenzmodulation zum Ende des Lautes hin aus. Wie die Hauptfrequenz, so steigt auch die Amplitude in der Zeit zunächst an, um dann wieder abzusinken. Die in den Sonagrammen einiger *whoops* sichtbaren, oberhalb der Hauptfrequenz liegenden, harmonischen Frequenzbänder sind daher in Mitte des Lautes am deutlichsten ausgeprägt. Whooplaute können sowohl bei der Ex-, als auch bei der Inhalation erzeugt werden. Die Zuordnung von Ex- und Inhalationsphasen zu den im Sonagramm erkennbaren Lautereignissen basiert auf den in der Literatur für die verschiedenen Arten beschriebenen Charakteristika der beiden Phasen (für *P. thomasi*: Steenbeck & Assink, 1998; *Semnopithecus* und *T. vetulus*, *T. johnii*: Hohmann, 1988a; für *T. auratus*: Vogt, persönliche Mitteilung; für *T. hatinhensis*: Geissmann, persönliche Mitteilung). Die Dauer der Heullaute liegt selten über 0.25 s. Rufe, die ausschließlich aus Heullauten bestehen, werden als Heulrufe bezeichnet.

Bellaute (*barks*): Grunzlaute (*grunts*), Tschicks und Purrs

Die Bellaute (*barks*) sind geräuschhafter als die Heullaute. Innerhalb der Bellaute lassen sich zwei Lauttypen voneinander unterscheiden: **Grunzlaute** (*grunts*) und **Tschicks**. Die Tschicks wurden nur innerhalb der Gattung *Presbytis* festgestellt. Sie unterscheiden sich von den Grunzlauten dadurch, daß sie immer in Serien vorkommen, innerhalb derer Lautstärke und Intervalldauer anfänglich stetig zunehmen. Die ersten Tschicks einer Serie weisen in der Regel eine kürzere Lautdauer (< 0.06 s) auf als Grunzlaute (Überlappung der beiden Lauttypen in diesem Merkmal wurde festgestellt bei Rufen von *Presbytis frontata* und der Gattung *Pygathrix*). Weiterhin zeigen die Tschicks in der Regel eine höhere Frequenz in der Hauptenergie, eine stärkere Tonalität (erkennbare harmonische Frequenzbänder) und eine stärker abfallende Frequenzmodulation pro Zeiteinheit (Hz/msec) als die Grunzlaute. Übergänge wurden nur bei den *loud calls* von *Presbytis thomasi* festgestellt, die typischerweise mit Tschicks beginnen, die dann in stark geräuschhafte Grunzlaute übergehen.

Die **Purrs** stellen eine Sonderform der Tschicks dar. Sie zeichnen sich durch extrem kurze Lautdauer (< 0.04 s) und Lautintervalle (< 0.05 s), gepaart mit einer für Tschicks eher untypischen, tiefen Frequenzlage der Hauptenergie (< 600 Hz) aus. Akustisch erinnern sie entfernt an das Trommeln eines Spechts. Im Sonagramm erscheinen Purrlaute eher als nach oben geöffnete, v-förmige Häkchen. Bei vollständigen *loud calls*, die mit Purrlauten beginnen, folgen auf diese stets Tschicks. Der Übergang zwischen beiden Lautformen ist fließend.

Als **Grunzlaute** werden diejenigen Belllaute bezeichnet, die nicht als Tschicks zu definieren sind. Grunzlaute wurden innerhalb aller untersuchten Gattungen festgestellt.

Der Teil eines Rufes, in dem die Exhalationslaute in Form von Belllauten auftreten, wird im folgenden als **Bellteil** bezeichnet und kann bei einigen Taxa den gesamten *loud call* umfassen.

Inhalationslaute

In den *loud calls* einiger Presbytini sind zusätzlich zu den Exhalations- auch Inhalationslaute hörbar. Diese können – je nach ihrer Position im *loud call* und dessen Art – in ihrer sonografischen Struktur, Dauer und relativen Lautstärke große Unterschiede aufweisen, wurden jedoch nicht in verschiedene Lauttypen unterteilt. Lediglich bei den mit einem Inhalationslaut beginnenden *loud calls* wurden tonalere und geräuschhafteren Ausprägungen unterschiedlich kodiert. Die Inhalationslaute können entweder während des gesamten *loud calls* alternierend mit Exhalationslauten auftreten, oder auf einzelne Abschnitte beschränkt sein.

2.3.2 Häufigster *loud call*

Da bei der Gattung *Semnopithecus* die Heullaute offenbar häufiger geäußert werden, als die barkrufe, dies aber offenbar bei den Vertretern der Gattung *Trachypithecus* (mit Ausnahme der Untergattung *Kasi*) andersherum ist, erschien es mir sinnvoll, eine Unterscheidung der *loud calls* nach relativer Häufigkeit vorzunehmen. Als der häufigste *loud call* wurde auf der eben geschilderten Beobachtung basierend für die Gattung *Semnopithecus* der Heulruf und für die Gattung *Trachypithecus* der Bellruf definiert. Da laut Hohmann (1988) sowohl bei *T. johnii* als auch bei *T. vetulus* auf einen Heulruf mehrere Grunzheulrufe folgen, wurde letzterer als der häufigste *loud call* festgelegt.

Bei denjenigen Arten, die lediglich einen einzigen Typ von *loud call* ausstießen, wurde dieser als der häufigste definiert.

2.3.3 *bray*-Rufe

Neben den *loud calls* wurden in der Analyse auch *bray*-Rufe berücksichtigt, wie sie in den Taxa der Gattungen *Rhinopithecus*, *Pygathrix* und *Nasalis* vorkommen.

2.4 Kladistische Auswertung

2.4.1 Erstellung der Matrix

Die zu einer phylogenetischen Auswertung notwendige Matrix, die jede in die Analyse aufgenommene Stichprobe in ihren jeweiligen Merkmalen definiert, wurde mit dem Programm MacClade 3.08 a erstellt.

Hierfür wurden zunächst für sämtliche qualitativen Variablen die Merkmalszustände kodiert. Dabei konnte entweder Präsenz (=1) und Abwesenheit (=0) eines Merkmals (binäre Codierung), oder eine größere Zahl von Merkmalsausprägungen (*multiple character states*) beschrieben werden. Die Merkmalszustände sämtlicher Stichproben liessen sich an den Sonagrammen feststellen und konnten direkt in die Matrix eingegeben werden.

Die Varianz bei den Werten der numerischen und metrischen Variablen erfordert eine Einteilung der Merkmalsausprägungen in Klassen. Anhand der mit dem Statistikprogramm StatView 5.0.1 für jede Stichprobe berechneten Mittelwerte wurde den verschiedenen Intervallen jeweils ein Code zugeordnet (Anhang 10).

Bei der Auswertung der Daten können die Merkmalsausprägungen entweder als *ordered* (geordnet), oder *unordered* (ungeordnet) definiert werden. Bei den ungeordneten Merkmalsausprägungen wird jeder Übergang von einem Zahlenwert in einen anderen als ein Schritt in der Baumberechnung bewertet. Im Gegensatz dazu hängt bei den geordneten Merkmalsausprägungen die Anzahl der Schritte von der Zahl der verschiedenen Ausprägungen und ihrer Reihenfolge ab. So wird beispielsweise ein Übergang von 0 zu 1, oder 1 zu 2 als ein Schritt bewertet, während die Merkmalsveränderung von 0 zu 5 fünf Schritte in der Berechnung eines Baumes ausmacht (Maddison & Maddison, 1992).

Dies hätte zur Folge, daß eine Variable mit geordneten Merkmalen ein umso höheres Gewicht bei der Berechnung eines Baumes erhielte, je mehr Merkmalszustände sie besitzt. Diese Fehlinterpretation kann durch eine veränderte Gewichtung vermieden werden: Die Option "Skalierung für gleiche Merkmalsgewichtung unabhängig von der Zahl der Merkmalszustände" gibt einem Merkmal mit sechs Merkmalsausprägungen das gleiche Gesamtgewicht wie einem mit nur zwei Merkmalszuständen. Hierzu erhält jeder Einzelschritt beim Übergang von einer Merkmalsausprägung in eine andere einen umso geringeren Wert, je höher die Anzahl von Merkmalszuständen für diese Variable ist (Swofford, 1990).

In Fällen, in denen die Werte für ein Merkmal fehlen, wird in der Matrix ein Fragezeichen eingetragen.

Wenn für eine Variable mehr als ein Merkmalszustand auftritt, werden die in Frage kommenden Zustände durch einen Schrägstrich getrennt in die Matrix eingetragen. Eine Kodierung 0/1 bedeutet, daß dieses Merkmal entweder den Zustand 0 oder 1 aufweist (Maddison & Maddison, 1992).

Da innerhalb der Presbytini kein rezenter Vertreter existiert, dessen *loud call* als Modell für einen ursprünglichen Vertreter der asiatischen Colobinae identifiziert werden konnte, wurde – ausgehend von der Monophylie der asiatischen Colobinae – mit *Colobus satanas* ein afrikanischer Vertreter der Familie zum Außengruppenvergleich herangezogen.

Da die Merkmalsausprägung in der outgroup als "ursprünglich" angesehen wird, handelt es sich bei den errechneten Bäumen um *rooted trees*. Merkmalsausprägungen, die auch in der Außengruppe auftreten, werden normalerweise als Plesiomorphien interpretiert, während man bei solchen, die nur innerhalb der untersuchten Taxa vorkommen, von einer Apomorphie ausgeht (Sudhaus & Rehfeld, 1992).

Diejenigen Merkmale, die in nur einem Taxon auftreten (Autapomorphien) sind ohne phylogenetische Information (noninformative characters). Bei den Analysen, die die Kapazität des Rechners übersteigen, können solche Merkmale optional ausgeschlossen werden. Dadurch lassen sich die entsprechenden Bäume oft doch berechnen. Dabei verkürzen sich allerdings die Baumängen entsprechend. Bei allen nachfolgend vorgestellten Berechnungen wird angegeben, ob nicht-informative Merkmale berücksichtigt wurden oder nicht.

Die limitierte Rechen- und Speicherleistung des Computers und die durch schlechte Aufnahmequalität oder niedrige Rufzahl geringe Aussagekraft einiger Stichproben machte die Erstellung "gepoolter" Matrizen sinnvoll. Hierzu wurden zwei oder mehr ausgewählte Stichproben miteinander zu einer neuen Stichprobe mit soliderer Datenbasis zusammengefasst. Für die Merkmale, bei denen sich zusammenfassende Stichproben unterschieden, wurde ihr häufigster Merkmalszustand eingesetzt oder es wurden bei einer Patt-Situation beide Merkmale als vorhanden kodiert (Polymorphismus). Alle so erhaltenen Datensätze sind in Matrizenform in den Anhängen 6-8 zusammengestellt.

2.4.1 Berechnung der Stammbäume

Aus der Matrix wurden mit Hilfe des Programms PAUP 4.0b 10 (PPC) Kladogramme berechnet (Swofford, 1990).

Maximum Parsimony – Das Prinzip der sparsamsten Erklärung

Bei dem *maximum parsimony*-Verfahren handelt es sich um eine sehr übliche Vorgehensweise bei der Berechnung von Kladogrammen. Dabei werden unter allen auf der Basis einer Datenmatrix berechenbaren Bäumen diejenigen mit der geringsten Länge und folglich auch den wenigsten evolutiven Schritten ausgewählt. Hierdurch wird auch die Anzahl der auf Reduktion und Konvergenz zurückzuführenden, unabhängigen Übereinstimmungen in der Merkmalsausprägung verschiedener Taxa (Homoplasien) reduziert, oder anders gesagt, im kürzesten Baum sind die Anzahl der in unrichtiger Weise als Synapomorphien interpretierten Merkmalszustände minimiert (Sudhaus & Rehfeld, 1992; Swofford & Olsen, 1990).

Die heuristische Methode

In Fällen, in denen die Datenmatrix zu gross ist, um alle möglichen Stammbäume miteinander zu vergleichen, wird mit annäherungsweise Methoden nach optimalen Bäumen gesucht. Üblicherweise wird dabei ein aus wenigen Taxa bestehender Baum generiert und in seiner Astlänge optimiert. Anschliessend werden diesem Rumpf die noch fehlenden Taxa schrittweise hinzugefügt. Von den dabei jeweils entstehenden Alternativbäumen wird nach jedem Schritt lediglich derjenige mit der geringsten Astlänge gespeichert und für die folgende Addition als Basis genommen. Die *branch swapping* Option des Programmes ermöglicht bei der Suche nach einem kürzeren Baum den Austausch benachbarter Äste und senkt somit die Anfälligkeit der heuristischen Methode für das Problem lokaler Optima (Swofford, 1990).

Bei der heuristischen Methode kann es vorkommen, daß es mehr als einen kürzesten Baum gibt. In dieser Arbeit werden in solchen Fällen sämtliche kürzeste Bäume zu einem Konsens-Baum zusammengefasst, in dem die alternativen Topologien als Polytomien dargestellt sind. Dabei haben wir in der Regel den *strict consensus tree* verwendet. Wenn es allerdings sehr viele (>40) kürzeste Bäume gibt, kann der *strict consensus tree* oft nur noch Polytomien darstellen und keine Auflösung der Baumtopologie zeigen. In solchen Fällen haben wir den *50% majority rule consensus tree* verwendet.

Das Bootstrap-Verfahren

Beim Bootstrap-Verfahren werden die verschiedenen Gruppierungen innerhalb des Stammbaumes auf ihre Stabilität hin überprüft. Hierzu wird die Datenmatrix n -fach repliziert, und dabei jeweils ein oder mehrere Merkmale dupliziert und andere ausgelassen werden. Die Anzahl der Merkmale bleibt jedoch konstant. Für jede dieser modifizierten Replikationen berechnet das Programm anschliessend den kürzesten Baum und vergleicht diese miteinander. Ergebnisse ist ein Konsens-Baum (*majority rule consensus tree*), in dem all diejenigen Gruppierungen von Taxa dargestellt sind, die in mehr als 50% der Replikationen existierten (Geissmann, 1993; Kitching et al., 1998). Für jede Gruppierung werden sogenannte Bootstrap-Werte angegeben, die sich aus der Prozentzahl der Bäume mit dieser Gruppierung ergeben. Ein hoher Bootstrap-Wert von 95% lässt darauf schliessen, daß die Gruppierung auf einem Niveau von 95% signifikant unterstützt wird (Kitching et al., 1998; Swofford, 1990).

Der *consistency index*

Der *consistency index* (CI) stellt ein Maß für die Homoplasie eines Merkmals dar. Die Formel für seine Berechnung lautet m/s . Die Variable m steht dabei für die kleinstmögliche Anzahl von Schritten eines Merkmals in einem beliebigen Kladogramm, während s die minimale Schrittzahl desselben Merkmals in dem betrachteten Kladogramm beschreibt. Ein Merkmal mit einem CI von 1 weist demzufolge keine Homoplasie auf. Soll der CI für sämtliche Merk-

male eines Baumes berechnet werden, so teilt man die kürzeste mögliche Baumlänge durch die tatsächlich festgestellte (Kitching et al., 1998; Maddison & Maddison, 1992).

Der *retention index*

Der *retention index* (RI) beschreibt das Maß der als Synapomorphie zu interpretierenden Ähnlichkeit eines Merkmals in einer Datenmatrix. Der RI wird an Hand der Formel $(g-s)/(g-m)$ berechnet. Die Variablen m und s entsprechen den Werten aus der den CI beschreibenden Formel (siehe oben). Die Variable g steht für die größtmögliche Anzahl von Schritten, die ein Merkmal in einem beliebigen Kladogramm aufweisen kann (Kitching et al., 1998; Maddison & Maddison, 1992).

Der *rescaled consistency index*

Der *rescaled consistency index* (RC) ist das Produkt von *consistency index* (CI) und *retention index* (RI) eines Merkmals (Kitching et al., 1998).

3. Resultate

3.1 Beschreibung der *loud calls*

3.1.1 Gattung *Presbytis*

Innerhalb der Gattung *Presbytis* existiert eine große Vielfalt verschiedener *loud calls*, wobei die in die Untersuchung einbezogenen Arten jeweils nur einen *loud call*-Typ aufweisen. Die Mehrzahl der Rufe besteht dabei aus Tschicks, denen bei manchen Arten zu Beginn eine Anzahl von Purrs vorausgeht. Grunzlaute treten lediglich im *loud call* von *P. hosei*, *P. thomasi* und *P. potenziani* auf. Bei *P. thomasi* und *P. potenziani* besitzen die Rufe darüber hinaus am Ende noch einen aus Heullauten bestehenden Teil. Mit Ausnahme von *P. potenziani* und *P. hosei* nimmt die Intervalllänge zwischen den Einzellaute bei allen *Presbytis-loud calls* vom Anfang mindestens über die Hälfte des Rufes hinweg zu.

P. melalophos-Ruftyp

Die untersuchten Rufe der Taxa *P. melalophos melalophos*, *P. m.sumatrana*, *P. m. mitrata* bestehen ausschließlich aus Tschicks (Abbildung 3.1.). Die Anzahl der Einzellaute gestaltet sich sehr variabel; Während einige *loud calls* aus nur neun Tschicks bestehen, weisen andere bis zu 28 Laute auf. Dabei fällt auf, daß gleich zwei Rufe von *P. m. sumatrana* nur neun Laute aufweisen und die anderen zwei nicht mehr als 17 Laute. Auch in der Länge der Exhalationsintervalle unterscheidet sich diese Unterart von den meisten anderen *P. melalophos*-Stichproben. Die Werte für das erste (>0.13 s), mittlere (>0.14) und letzte Exhalationsintervall (>0.23 s) liegen deutlich über dem Durchschnitt der anderen *P. melalophos*-Taxa (ca. 0.9 s, 0.11 s und 0.2 s.). Ähnlich hohe Werte wie *P. m. sumatrana* sind sonst nur bei der *P. melalophos mitrata*-Stichprobe aus der Region südlich von Jambi festzustellen. Zwischen diesen beiden und den verbleibenden Stichproben gibt es keine Überlappungen. Die Frequenz der Hauptenergie und die Amplitude steigt bei allen untersuchten Taxa über einen großen Teil des *loud calls* hinweg von Laut zu Laut an. Die Frequenz mit der Hauptenergie liegt bei den *loud calls* von *P. mitrata* oft etwas niedriger als bei denen von *P. melalophos melalophos* und *P. m.sumatrana*.

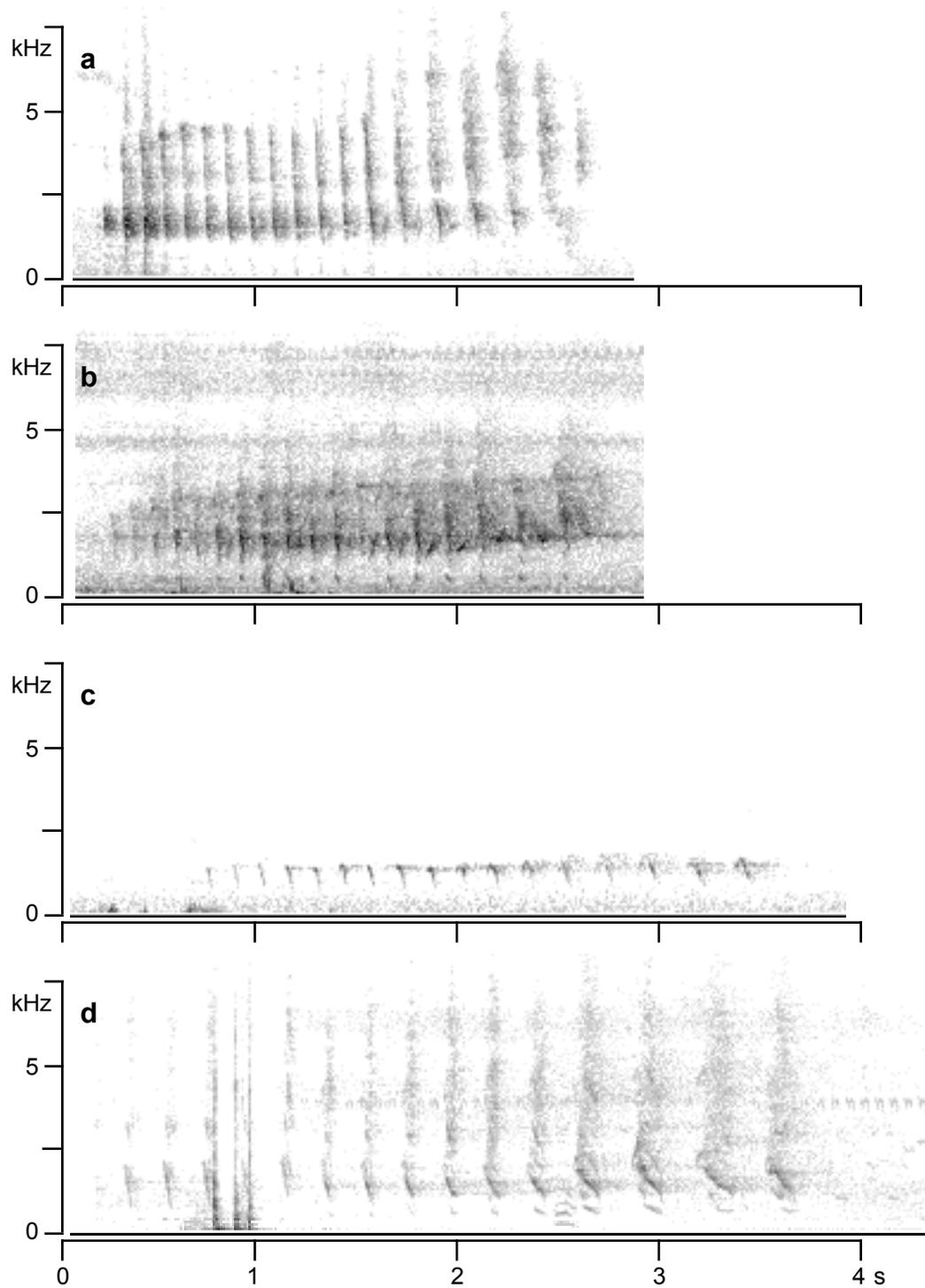


Abbildung 3.1. Sonagramme repräsentativer *loud calls* von (a) *Presbytis melalophos melalophos*, (b) *P. melalophos mitrata*, (c) *P. melalophos sumatrana* und (d) *P. siamensis paenulata*.

Neben den *loud calls* der eben genannten Stichproben sind auch die von anderen Vertretern der Gattung *Presbytis* dem *P. melalophos*-Ruftyp zuzuordnen. Es handelt sich hierbei um die *loud calls* von *P. comata comata*, *P. comata fredericae*, *P. frontata*, *P. rubicunda rubicunda*, *P. rubicunda ignita* und *P. rubicunda* ssp. (Abbildung 3.2.).

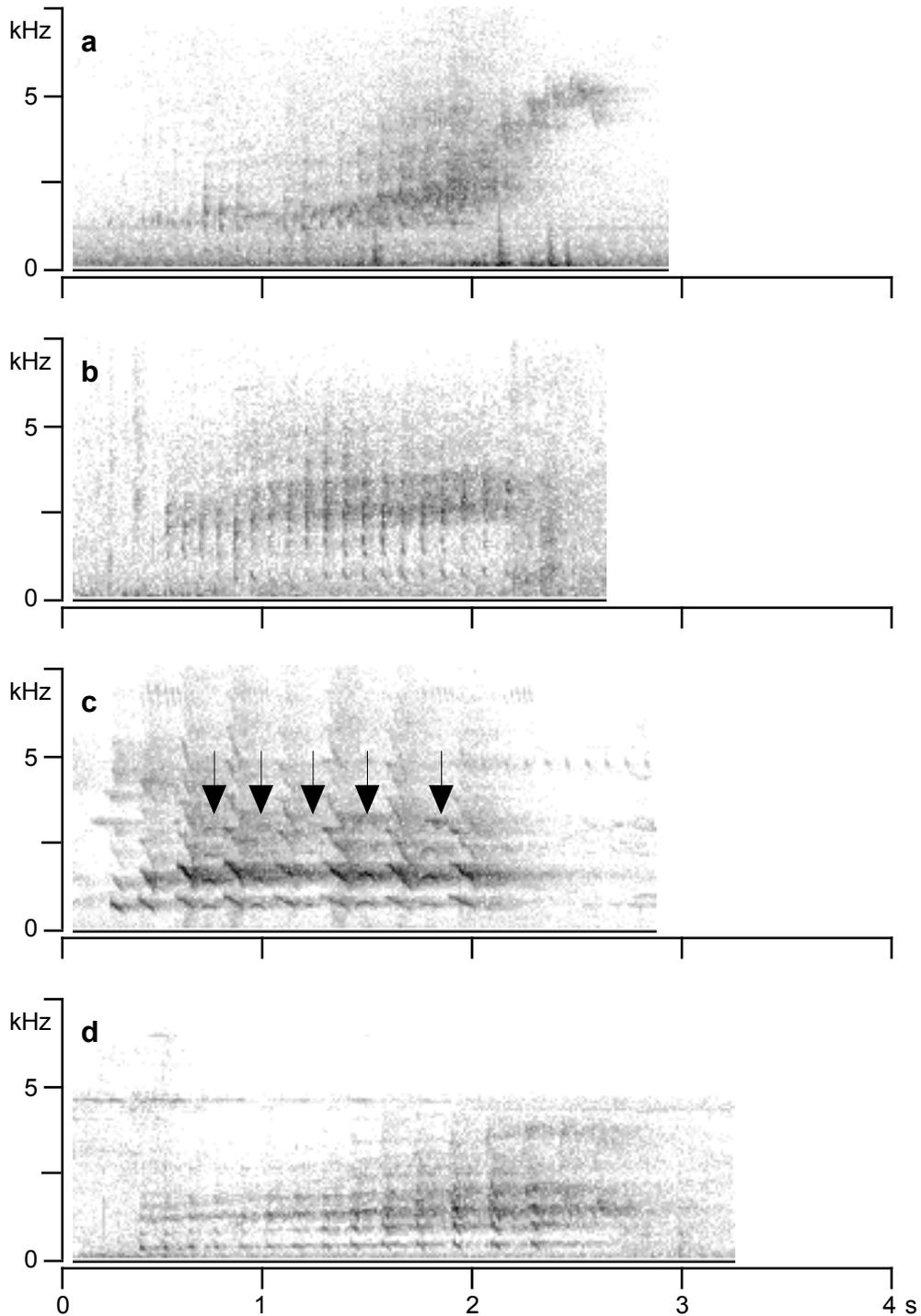


Abbildung 3.2. Sonagramme repräsentativer *loud calls* von (a) *Presbytis comata comata*, (b) *P. comata fredericae*, (c) *P. frontata* und (d) *P. rubicunda*. Die Pfeile markieren die Lage der Inhalationslaute.

Die untersuchten *loud calls* von *P. comata comata* und *P. comata fredericae* sind den oben beschriebenen sehr ähnlich. Auffällig sind die recht kurzen ersten Exhalationsintervalle (<0.086 s) und die etwas niedrigeren Frequenzen für die Lage der Hauptenergie im ersten Exhalationslaut. Bei einigen der Aufnahmen von *P. comata comata* zeigt sich gegen Ende des *loud calls* deutlich ein extremer Anstieg der Hauptenergie für die Einzellaute auf Werte bis zu 5100 Hz (siehe Abbildung 3.2 a). Ob es sich hierbei um ein konsistentes Merkmal aller *P. comata comata-loud calls* handelt, konnte in dieser Arbeit nicht geklärt werden.

Die untersuchten *loud calls* von *P. frontata* besitzen wesentlich längere Exhalationsintervalle (stets >0.07 s) und eine tiefer liegende Lage der Hauptenergie (erster Laut: <1000 Hz; zweiter Laut: <1800 Hz) als die meisten anderen *loud calls* des *P. melalophos*-Ruftyps. Der Frequenzabfall pro Zeiteinheit (Hz/msec) ist innerhalb der Exhalationslaute bei *P. frontata* wesentlich schwächer ausgeprägt als in den *loud calls* aller anderen *Presbytis*-Taxa. Zudem stellen einige Rufe von *P. frontata* neben denen der Arten *P. thomasi* und *P. potenziანი* die einzigen innerhalb der Gattung *Presbytis* dar, in denen deutlich Inhalationslaute hörbar sind.

Ebenfalls zum *P. melalophos*-Ruftyp sind alle untersuchten *loud calls* der Art *P. rubicunda* zu zählen. Sie bestehen aus weniger Einzellaute als die von Sumatra stammenden Rufe dieses Typs (im Durchschnitt: *P. rubicunda*: 15.8 Laute, *P. melalophos*: 17.5 Laute) und weisen mit 2.0 s im Durchschnitt eine um 0.3 s kürzere Dauer als diese auf. Auch die gemessenen Werte für die Lage der Hauptenergie im ersten und mittleren Exhalationslaut liegen im Durchschnitt niedriger als bei den oben beschriebenen sumatranischen *loud calls*.

P. femoralis-Ruftyp

Bei den Taxa *P. femoralis femoralis*, *P. f. robinsoni*, *P. f. percura*, *P. natunae* und *P. siamensis siamensis* bestehen die *loud calls* aus einer variierenden Anzahl von Purrlauten (siehe oben) zu Beginn, auf die in vollständigen Rufen Tschicks folgen (Abbildung 3.3.). Der Übergang zwischen beiden Lauttypen ist fließend. Die *loud calls* bestehen in der Regel aus drei bis sieben Einzellaute. Nur bei Stichproben von *P. f. robinsoni* und *P. siamensis siamensis* lag die Anzahl der Exhalationslaute pro Ruf im Durchschnitt höher (7-11 Laute). Die Rufe dieser Taxa unterscheiden sich von allen anderen *Presbytis-loud calls* durch ein extrem kurzes Intervall zwischen den ersten beiden Exhalationslauten (0.05 s). Auch bei den anderen Taxa sind die Durchschnittswerte für dieses Intervall recht kurz (0.06-0.16 s). Bei allen Unterarten von *P. femoralis* ist jedes Exhalationsintervall länger als das ihm vorausgehende.

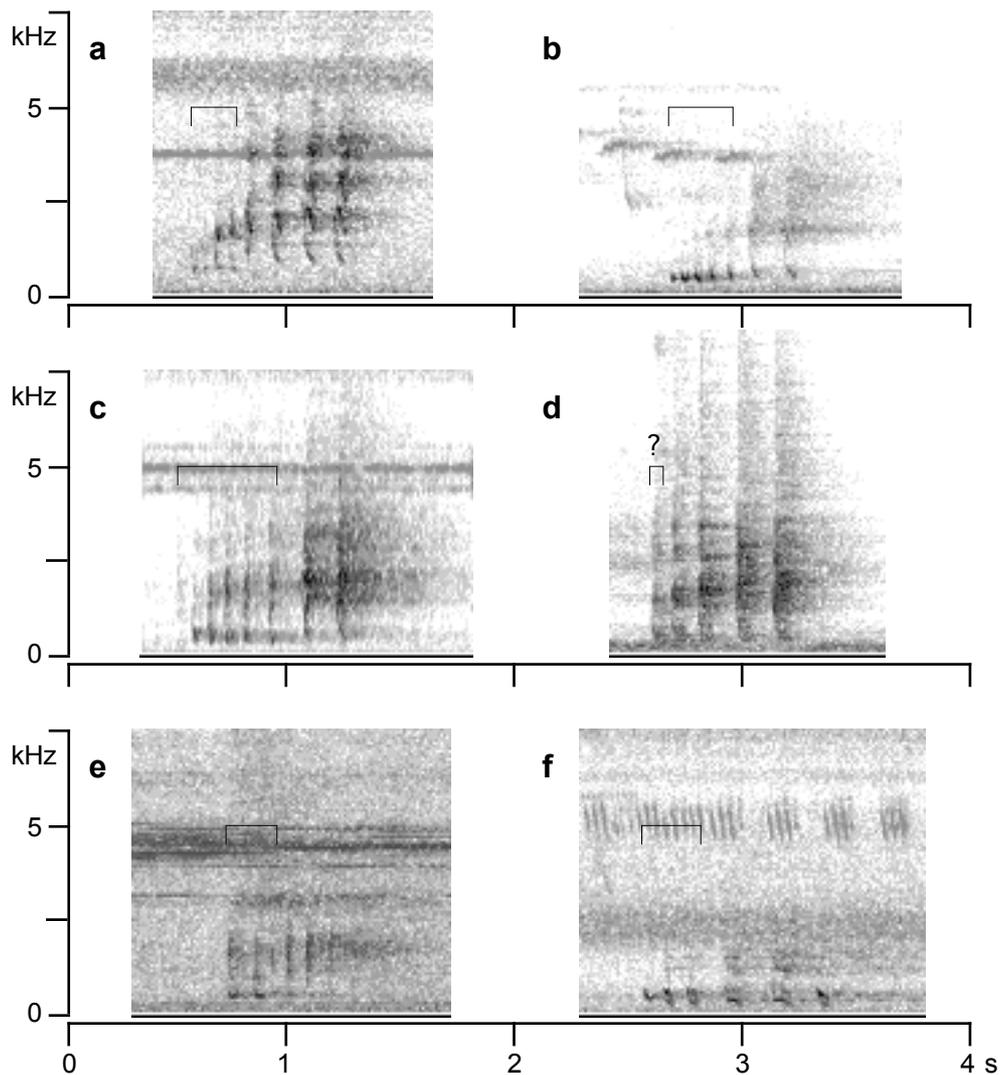


Abbildung 3.3. Sonagramme repräsentativer *loud calls* von (a) *Presbytis siamensis siamensis*, (b) *P. femoralis robinsoni*, (c) *P. femoralis natunae* (Freiland), (d) *P. femoralis natunae* (Zoo), (e) *P. femoralis femoralis* und (f) *P. femoralis percursa*. Die Klammern markieren den Teil des *loud calls* mit Purrs, das Fragezeichen bezeichnet fragliche Purrs.

Auch die Hauptenergie der Einzellaute steigt über den Verlauf des *loud call* meist kontinuierlich in ihrer Frequenz. Bei den ersten Purrs liegt sie in der Regel bei etwa 600 Hz und erreicht im letzten Laut bis zu 2200 Hz. Mit einer Gesamtdauer von stets unter einer Sekunde stellen die Rufe von *P. femoralis* mit die kürzesten *loud calls* innerhalb der Gattung *Presbytis* dar. Besonders kurz sind dabei die vermessenen Rufe von *P. femoralis femoralis* mit durchschnittlich weniger als 0.4 s Dauer.

Bei einigen vermessenen Rufen der Unterart *P. f. percursa* besitzen die Tschicks einen besonders geräuschhaften Charakter und ähneln akustisch den Grunzlauten von *P. thomasi*.

P. thomasi

Die *loud calls* dieser Art lassen sich akustisch leicht von denen aller anderen Arten der Gattung unterscheiden (Abbildung 3.4.); Charakteristisch ist die Präsenz von drei Lauttypen im Ruf, der mit Tschicks beginnt, die fließend in Grunzlaute übergehen. An diesen geräuschhaften Teil schließt sich eine Serie von Heullauten direkt an. Dieser Übergang gestaltet sich wesentlich abrupter als der zwischen Tschicks und Grunts. Im Verlauf des *loud call* werden beginnend mit dem Grunzteil- zwischen den Exhalationen liegende Inhalationslaute hörbar, die in diesem in Dauer und Intensität zunehmen. Im Heulteil setzt sich die biphasische Vokalisation fort, wobei die Inhalations- hier die Exhalationslaute an Intensität übertreffen. Während der aus Tschicks und Grunzlauten bestehende, geräuschhafte Teil des *loud call* durch einen konstanten Anstieg in Amplitude und Intervalllänge charakterisiert ist, nehmen im Verlauf des Heulteils sowohl Lautstärke als auch die Dauer der Intervalle ab.

Die Lage der Hauptenergie liegt bei den Tschicks und Grunzlauten stets unterhalb von 2000 Hz. Der Frequenzanstieg zur Mitte der *loud calls* hin ist weniger stark ausgeprägt als beispielsweise bei *P. femoralis* oder *P. melalophos*.

P. potenziანი

Die *loud calls* von *P. potenziანი* sind neben denen von *P. hosei* die einzigen der Gattung *Presbytis*, die nicht zumindest teilweise aus Tschicks bestehen (Abbildung 3.4.). Auf einen etwa dreieinhalb Sekunden dauernden Teil aus Grunzlauten folgt ein kürzerer Heulteil. In beiden Abschnitten alternieren Ex- und Inhalationslaute, die sich in ihrer Lautdauer nicht wesentlich voneinander unterscheiden. Im Grunzteil liegt die Hauptenergie bei den Exhalationslauten bei Frequenzen von etwa 1400 Hz, während die Inhalationslaute um etwa 100 Hz tiefer gemessen werden. Im Heulteil befindet sich die Frequenz der Hauptenergie sowohl in den In-, wie auch den Exhalationslauten bei etwa 560 Hz.

In Struktur und Klang ähnelt der *loud call* von *P. potenziანი* denjenigen von *Trachypithecus poliocephalus* und *T. francoisi* (siehe unten).

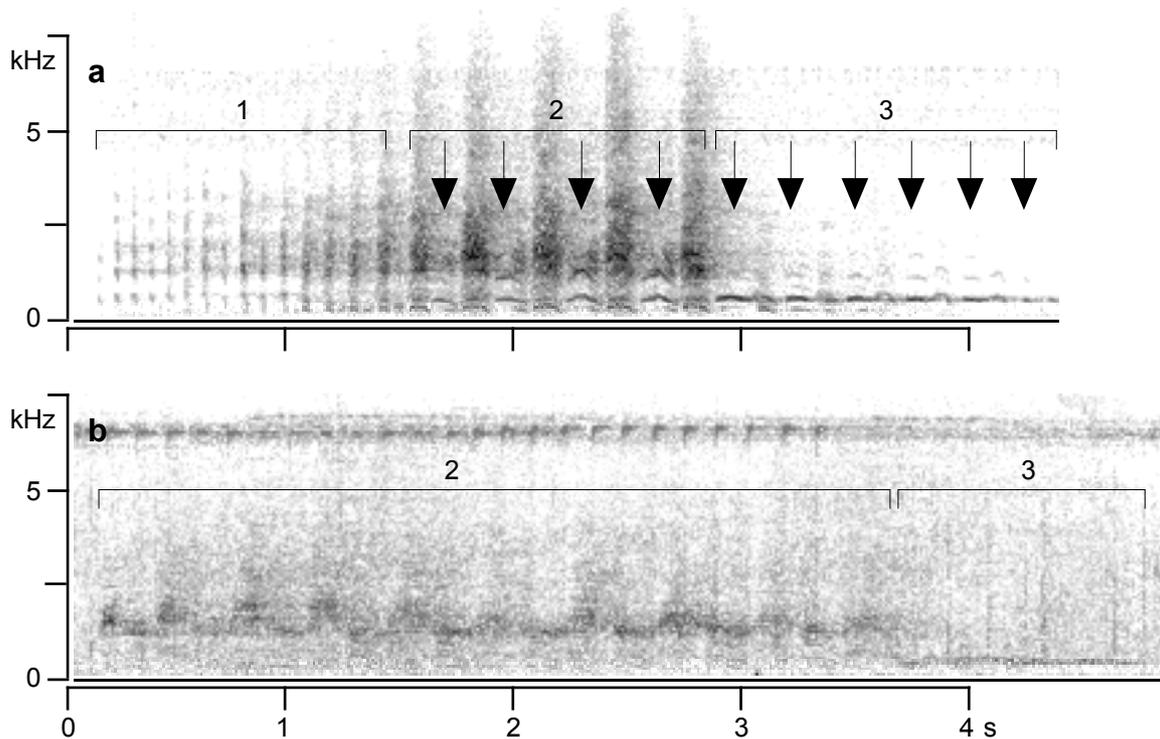


Abbildung 3.4. Sonagramme repräsentativer *loud calls* von (a) *Presbytis thomasi* (b) *P. potenziani*, (1 = Tschicks, 2 = Grunzlaute, 3 = Heullaute. Die Pfeile markieren die Lage der Inhalationslaute.

P. hosei

Der *loud call* von *P. hosei* ist für die Gattung untypisch. Er dauert etwa dreieinhalb Sekunden und besteht aus einer Serie von kurzen Lauten, von denen der erste besonders laut zu sein scheint. Arthur Mitchell (persönliche Mitteilung) geht davon aus, daß es sich bei allen Lauten des Rufes um Exhalationslaute handelt. Anders als bei den meisten anderen *Presbytis*-Arten bleibt beim Ruf von *P. hosei* die Tonhöhe der Einzellaute über die Dauer des *loud calls* relativ konstant bei 780 Hz. Die einzelnen Laute scheinen – ebenfalls untypisch für einen *Presbytis-loud call* – keine deutliche Frequenzmodulation der Hauptenergie aufzuweisen. Die Dauer der Exhalationsintervalle beträgt bei dem einzigen vermessenen Ruf von dieser Art zwischen 0.09 s bis 0.11 s. In Abbildung 3.5. ist das Sonagramm eines *loud call* von *P. hosei* dargestellt.

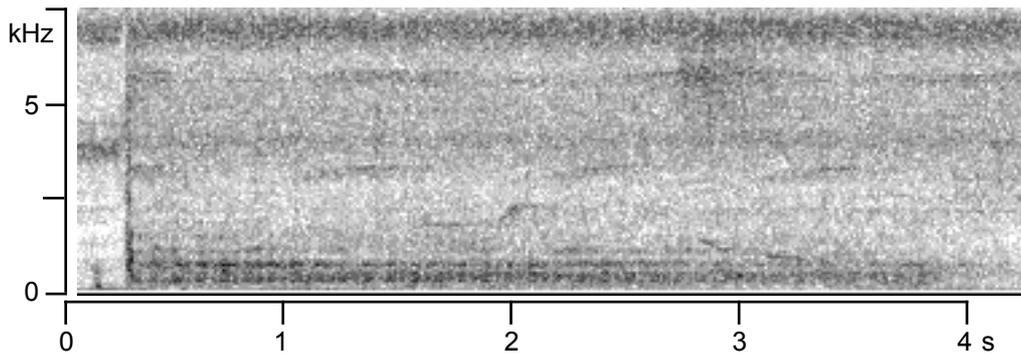


Abbildung 3.5. Sonagramm des einzigen untersuchten *loud calls* von *Presbytis hosei*.

3.1.2 Gattung *Trachypithecus*

Allgemein

Innerhalb der Gattung *Trachypithecus* wurden verschiedene Typen von *loud calls* festgestellt. Einige Taxa besitzen sogar drei unterscheidbare *loud call*-Typen.

Grunzrufe

Bei der Gattung *Trachypithecus* zeigt sich ein mit Ausnahme der Arten *T. geei*, *T. pileatus*, *T. vetulus* und *T. johnii* in der Struktur relativ einheitlicher Grunzruf (Abbildung 3.6). Dieser besteht aus einer Anzahl von Exhalationslauten, die alternierend mit Inhalationslauten geäußert werden. Letztere sind in der Regel kürzer und geräuschhafter als die Exhalationslaute und erinnern teils an das bei einem Schluckauf entstehende Geräusch. Die Exhalationslaute variieren stark in ihrer Länge. Die Exhalationsintervalle dauern in der Regel etwa 0.2 bis 0.4 s. Grunzrufe beginnen stets mit einer Inhalationsphase, die oft eine längere Lautdauer als die anderen Inhalationslaute aufweist. Die Hauptenergie der Exhalationslaute liegt für die meisten Stichproben bei Frequenzen von 900-1400 Hz. Im Verlauf des *loud call* fällt meist die Hauptenergie in der Frequenz von einem Exhalationslaut zum jeweils folgenden ab. Dieser Frequenzabfall kann entweder während der Phase der Lautproduktion erfolgen oder in den zwischen den Lauten liegenden Pausen. Bei vielen der Exhalationen ist eine in kurzen Abständen pulsierende Zu- und Abnahme der Amplitude festzustellen. Auf in der Zeitachse stark gestreckten Sonagrammen erscheint diese Pulsierung als unterschiedlich starke Schwärzung der Frequenz mit Lage der Hauptenergie.

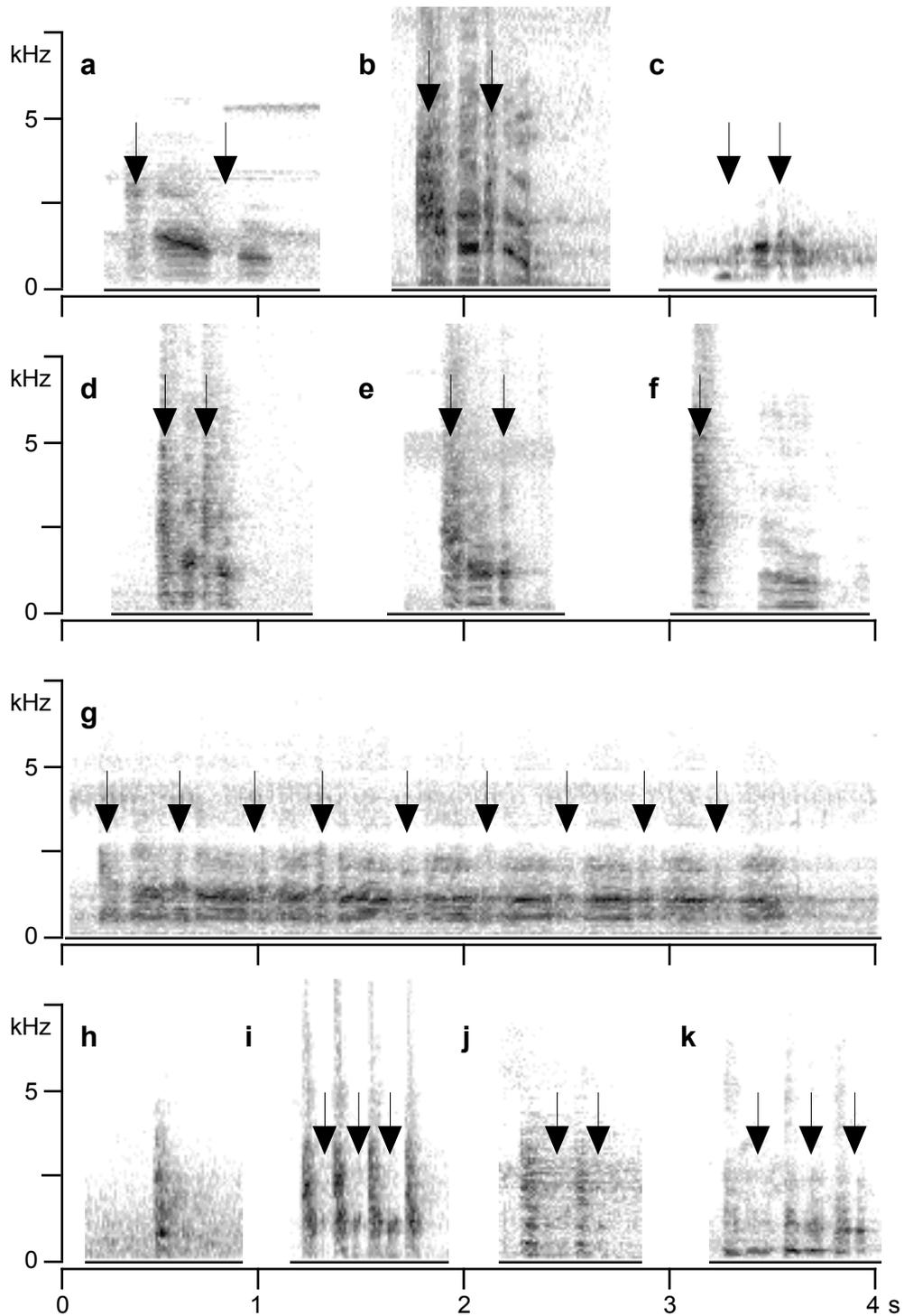


Abbildung 3.6. Sonagramme repräsentativer Grunzrufe von (a) *Trachypithecus cristatus*, (b) *T. auratus*, (c) *T. obscurus obscurus*, (d) *T. obscurus flavicauda*, (e) *T. phayrei* (f) *T. hatinhensis*, (g) *T. poliocephalus*, (h) *T. pileatus*, (i) *T. geei*, (j) *T. johnii* und (k) *T. vetulus*. Die Pfeile markieren die Lage der Inhalationslaute.

Die Taxa *T. poliocephalus* und *T. francoisi* besitzen besonders lange Grunzrufe (>1.5 s) mit fünf bis zehn Exhalationslauten, die einen relativ schwachen Frequenzabfall der Hauptenergie aufweisen.

Bei den *loud calls* *T. hatinhensis* dauert das erste Inhalations-Exhalationsintervall mit durchschnittlich 0.33 s außergewöhnlich lange. Lediglich bei einer der sumatranischen Stichproben von *T. cristatus* (von der Lokalität Way Kambas) ist der erste Inhalationslaut zeitlich ähnlich stark von der folgenden Exhalation getrennt (0.28 s).

Bei den von Borneo stammenden Aufnahmen von *T. cristatus cristatus* fällt die Frequenz mit der Hauptenergie innerhalb des ersten Exhalationslautes stets stärker als innerhalb der folgenden Exhalationen. Bei allen anderen Taxa ist dieser Frequenzabfall nie in der ersten Exhalation am stärksten ausgeprägt. Die auf dem sumatranischen Festland aufgenommenen Grunzrufe von *T. cristatus cristatus* zeigen den stärksten Frequenzabfall teils in den ersten, teils in den folgenden Exhalationslauten. Auf den von der Insel Lingga stammenden Aufnahmen bestehen die Grunzrufe aus nur einem Exhalationslaut.

Der erste Inhalationslaut des Grunzrufes ist bei vielen Rufen von *T. obscurus obscurus* und *T. obscurus flavicauda* weniger geräuschhaft. Solche tonal ausgeprägten Inhalationen sind auch bei einzelnen Grunzrufen von *T. cristatus cristatus* festzustellen.

Die *loud calls* der folgenden Taxa unterscheiden sich in ihrer Struktur von dem eben beschriebenen Typ von Grunzruf.

Die ausgewerteten *loud calls* der Art *T. pileatus* bestehen aus ein oder zwei der Exhalationsphase zuzuordnenden Grunzlauten. Rufe mit zwei Lauten sind in der Stichprobe die Ausnahme. In den Grunzrufen von *T. pileatus* sind Inhalationslaute nicht festzustellen. Die Exhalationslaute weisen eine recht kurze Dauer (<0.12 s) und geringe Frequenzmodulation auf. Die Hauptenergie liegt bei Frequenzen von etwas unter 900 Hz. Die gemessenen Grunzrufe von *T. pileatus* sind recht kurz und dauern nicht länger als 0.2 s.

Die Grunzrufe der Art *T. geei* bestehen in der untersuchten Stichprobe aus einer Serie von drei oder vier geräuschhaften Exhalationslauten. Diese ähneln im Klang denen von *T. pileatus*, weisen jedoch eine höhere Frequenzlage der Hauptenergie (ca. 1100 Hz) auf. Zwischen den Exhalationen sind wesentlich leisere, ebenfalls geräuschhafte Inhalationen hörbar, die im Verlauf des Rufes an Intensität zunehmen. Die Exhalationsintervalle sind am Anfang etwas länger in der Dauer (0.146 s) als am Ende (0.175 s).

Die Grunzrufe der Untergattung *Kasi* beginnen im Gegensatz zu den eben beschriebenen mit einem Exhalationslaut. Die untersuchten Grunzrufe bestehen aus zwei oder drei Paaren von geräuschhaften Ex- und Inhalationslauten. Letztere weisen eine ähnliche Lage der Hauptenergie wie die Exhalationen auf, sind aber wesentlich leiser. Der längste gemessene Grunzruf der Untergattung *Kasi* dauert 0.688 s.

Heullaute

Innerhalb der Gattung *Trachypithecus* werden die Heullaute offenbar meist in Form von Einzellaute oder in kurzen Serien ausgestossen. Die Frequenz mit der Hauptenergie liegt mit

Ausnahme von *T. obscurus obscurus* innerhalb der Gattung *Trachypithecus* niedriger als bei den Heullauten der Arten *Presbytis thomasi* und *P. potenziani*. Die Heullaute scheinen von den Vertretern der Gattung *Trachypithecus* relativ selten geäußert zu werden, wobei die Untergattung *Kasi* hier möglicherweise eine Ausnahme darstellt. Mit Ausnahme eines Heullautes von *T. obscurus obscurus* liegt die Hauptenergie bei niedrigeren Werten als bei sämtlichen Heullauten von Vertretern der Gattung *Presbytis*. Eine Auswahl von Sonagrammen typischer *Trachypithecus*-Heulrufe ist in Abbildung 3.7. dargestellt.

Die Heullaute von *T. hatinhensis* traten oft in kurzen Serien aus drei, durch ein etwa einsekündige Intervalle voneinander getrennten Exhalationslauten auf.

Längere Serien von Heullauten mit einer Dauer von bis zu sechs s treten lediglich bei der Untergattung *Kasi* auf. Diese bis zu zwanzig Einzellaute umfassenden Phrasen zeigen eine strukturell und zeitlich sehr stereotype Komposition; Dabei nehmen innerhalb eines ersten, etwa vier s dauernden Abschnittes die einzelnen Exhalationslaute an Intensität und Geräuschhaftigkeit zunächst zu, um gegen Ende wieder leiser und tonaler zu werden. Dieser Teil beginnt mit einem Exhalationslaut. Mit zunehmender Amplitude werden aber auch alternierend Inhalationslaute hörbar, die bis zum Ende andauern. Auf diesen Abschnitt folgen nach einer kurzen Pause von etwa einer s Dauer noch einige alternierende, tonale Ex- und Inhalationslaute. Die Exhalationslaute dauern in der Regel nicht so lange wie die Inhalationslaute und weisen im Sonagramm schärfer getrennte Frequenzbänder auf. Die Hauptenergie liegt bei Ex- wie Inhalationslauten bei etwa bei 400-700 Hz.

Neben diesen ausschließlich aus Heullauten bestehenden Serien besitzen *T. vetulus* und *T. johnii* noch einen weiteren Ruftyp, der im folgenden beschrieben werden soll.

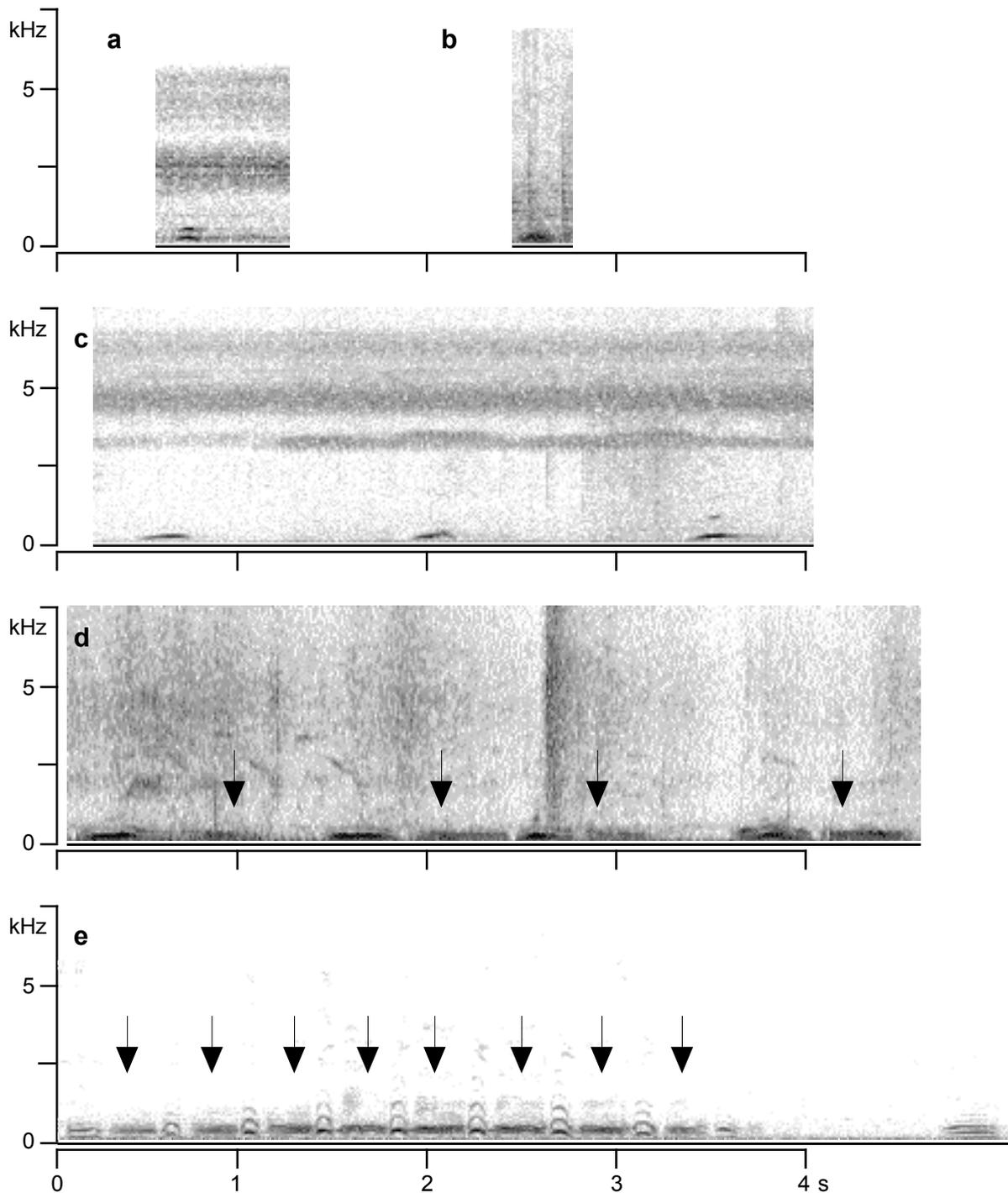


Abbildung 3.7. Sonagramme repräsentativer Heulrufe von (a) *Trachypithecus obscurus* (b) *T. poliocephalus*, (c) *T. hatinhensis*, (d) *T. auratus*, und (e) *T. vetulus*. Die Pfeile markieren die Lage der Inhalationslaute.

Grunzheulrufe *Kasi*

Die meist etwa zwei s dauernden Grunzheulrufe der Untergattung *Kasi* besitzen sowohl einen geräuschhaften, als auch einen eher tonalen Teil (Abbildung 3.8.); Der Übergang zwischen den zu Beginn ausgestoßenen Grunzlauten und den folgenden Heullauten ist hierbei fließend; Meist sind zwei bis vier Laute als Grunzlaute zu charakterisieren, von denen der

erste stets eine Exhalationsphase darstellt. Über den gesamten Grunzheulruf hinweg werden Exhalations- und Inhalationslaute alternierend geäußert. Die Exhalationslaute sind dabei meist etwas lauter als die Inhalationslaute, die im Bellteil nur schlecht hörbar sind.

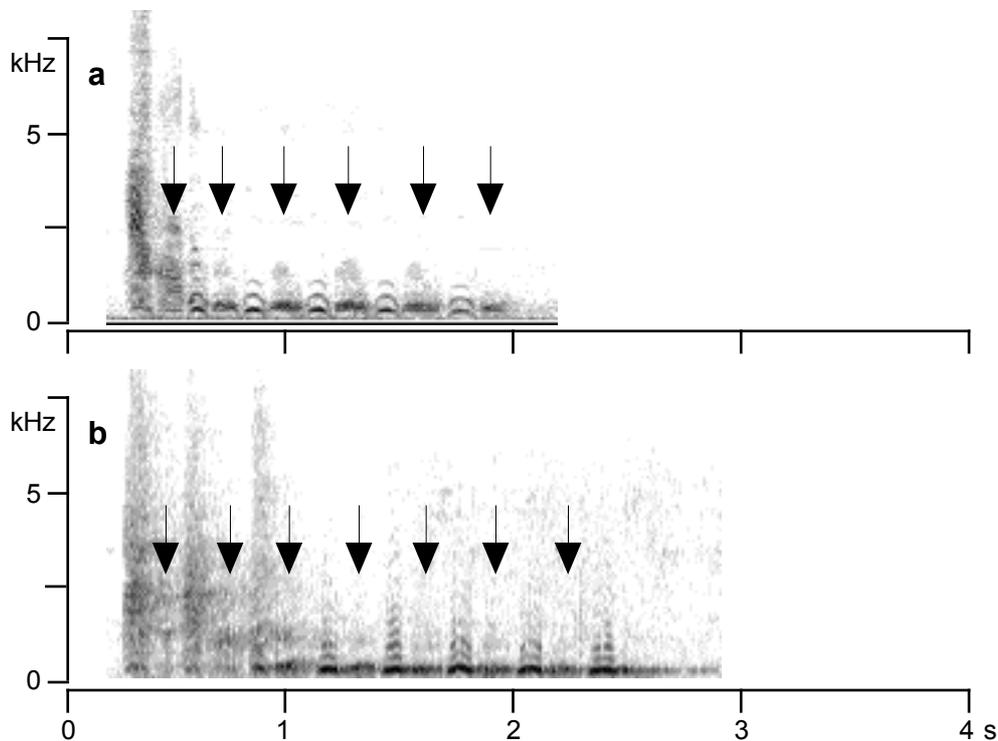


Abbildung 3.8. Sonagramme repräsentativer Grunzheulrufe von (a) *Trachypithecus vetulus* und (b) *T. johnii*. Die Pfeile markieren die Lage der Inhalationslaute.

3.1.3 Gattung *Semnopithecus*

Grunzrufe

Die Grunzrufe der Stichproben der Gattung *Semnopithecus* ähneln in Klang und Struktur stark denen der Gattung *Trachypithecus* (mit Ausnahme von *T. geei*, *T. pileatus* und der Untergattung *Kasi*) (Abbildung 3.9). Sie bestehen ebenfalls aus alternierenden Ex- und Inhalationslauten und beginnen mit einer Inhalationsphase. Auch in der Länge der Intervalle zwischen den einzelnen Lauten und in der Frequenzlage der Hauptenergie zeigen die Exhalationslaute bei *Semnopithecus* – anders als bei vielen Grunzrufen der Gattung *Trachypithecus* – keine markante Frequenzmodulation in der Lage der Hauptenergie.

Heullaute

Bei den Stichproben *Semnopithecus* treten die Heullaute meist einzeln oder in kurzen, arhythmischen Phrasen auf. Exhalationslaute können dabei einzeln oder mit Inhalationslauten alternierend geäußert werden. In letzterem Fall folgt entweder auf einen Exhalationslaut eine meist etwas leisere Inhalationsphase, oder der Exhalationsphase geht ein kürzerer Inhalations-

laut voraus. Die Frequenz mit Lage der Hauptenergie liegt im Durchschnitt unter 470 Hz. Abbildung 3.9 zeigt die Sonagramme einiger Heullaute der Gattung *Semnopithecus*.

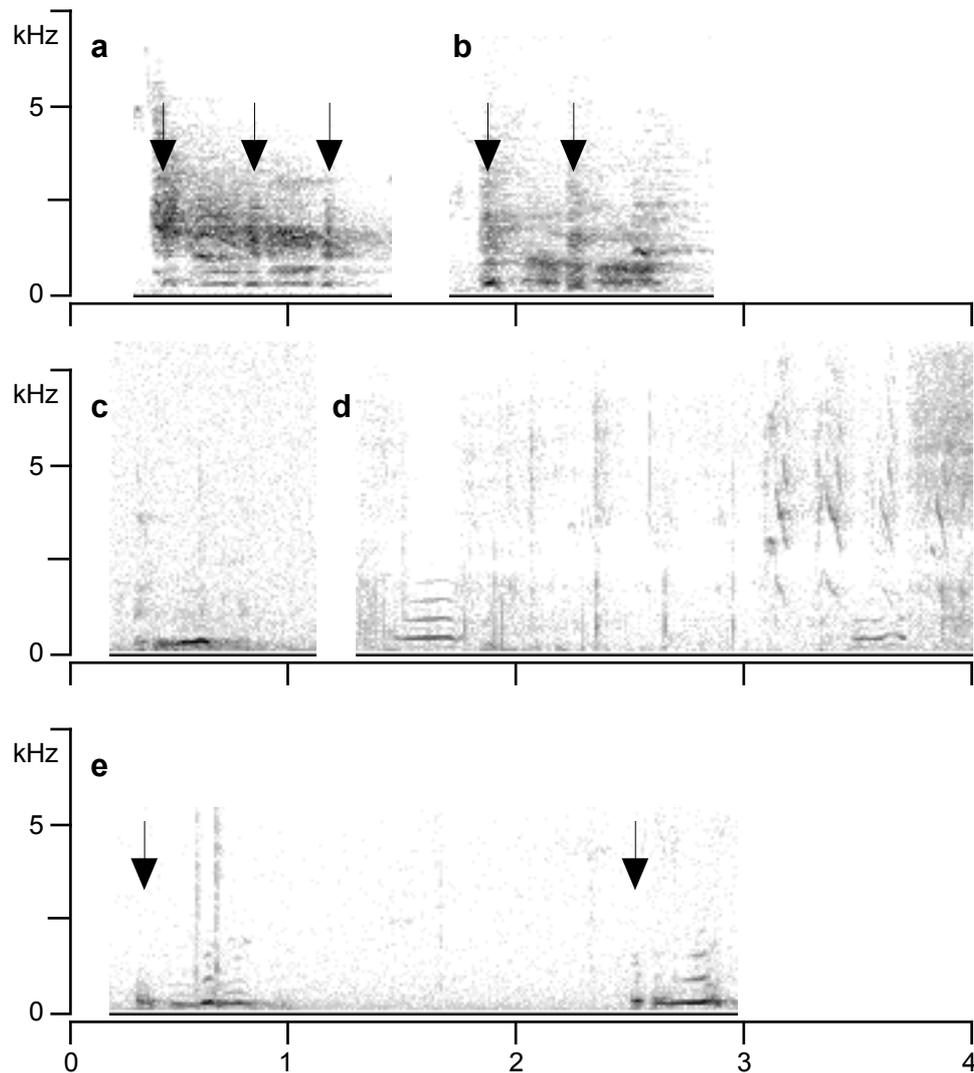


Abbildung 3.9. Sonagramme verschiedener Rufe der Gattung *Semnopithecus*: (a) und (b) Grunzrufe von *S. entellus* (Jodhpur), (c) einzelner Heullaute von *S. hector*, (d) Heullaute von *S. entellus* (Jodhpur) (e) Heullaute von *S. hector*. Die Pfeile markieren die Lage der Inhalationslaute.

3.1.4 Gattung *Pygathrix*

Die Unterschiede zwischen den *loud calls* der verschiedenen Arten der Gattung *Pygathrix* sind sehr gering (Abbildung 3.10 a, b, c). In dieser Arbeit wurden keine Merkmale gefunden, die die Arten voneinander trennen. Die recht kurzen Rufe bestehen aus zwei bis sechs stark geräuschhaften Exhalationslauten, zwischen denen keine Inhalationen hörbar sind. In sämtlichen Stichproben sind *loud calls* mit zwei oder drei Exhalationslauten am häufigsten vertreten. Zwischen den einzelnen Lauten konnten weder für die Lautdauer (0.06-0.09 s), noch für die sonographische Struktur typische Veränderungen innerhalb eines Rufes festgestellt werden. Lediglich bei der Hauptenergie wurden für die ersten Exhalationslaute vermehrt etwas

niedrigere Frequenzen gemessen als für die darauf folgenden. Die Durchschnittswerte für die Lage der Hauptenergie der Einzellaute liegen bei sämtlichen Stichproben zwischen 350 und 1100 Hz.

Die *bray*-Serien weisen Tonhöenschwankungen zwischen den einzelnen Lauten auf. Neben *Pygathrix* scheinen nur Vertreter der Gattung *Nasalis* solche polytonalen *bray*-Serien auszustößen (Abbildung 3.11).

3.1.5 Gattung *Rhinopithecus*

Die untersuchten *loud calls* der beiden Arten *R. bieti* und *R. roxellanae* ähneln sich im Sonogramm so stark, daß in der Datenmatrix sämtliche Stichproben identisch kodiert wurden. Anhand einer Filmsequenz (zur Verfügung gestellt von Yanjie Su) konnte der erste der zwei Laute im Ruf als Inhalations- und der zweite als Exhalationslaut identifiziert werden. Die Inhalationsphase zeichnet sich vor allem durch eine in der Regel längere Lautdauer (>0.05 s), eine meist tiefere Frequenzlage der Hauptenergie (<1500 Hz) und eine stärkere Tonalität aus. Dabei erscheinen Grundfrequenz und harmonische Frequenzen im Sonogramm entweder als nach unten geöffnetes Häkchen, oder als ansteigende Schräge. Beim Exhalationslaut ist die Phase der Schallerzeugung kürzer (<0.05 s) und die Hauptenergie liegt selten unterhalb von 1600 Hz. Im Sonogramm sind kaum harmonische Frequenzbänder erkennbar. Bei den meisten der vermessenen *loud calls* weist die Exhalation einen höheren Schalldruck (*dB*) auf, als die Inhalation. Das Intervall vom Beginn der Inhalations- bis zu dem der Exhalationsphase dauert nie länger als 0.160 s. Somit gehören die *loud calls* der Gattung *Rhinopithecus* mit zu den kürzesten Rufen der Presbytini (siehe Abbildung 3.10 d und e).

Die in dieser Arbeit untersuchten *brays* von *Rhinopithecus* waren – im Gegensatz zu denen der Gattungen *Nasalis* und *Pygathrix* – monotonal. Beobachtungen von Cyril Grüter (persönliche Mitteilung) scheinen dies zu bestätigen.

3.1.6 Gattung *Nasalis*

Von den verschiedenen lauten Vokalisationen von *Nasalis larvatus* wurden, basierend auf Aussagen von Owren (persönliche Mitteilung), die sogenannten *roars* als *loud call* identifiziert (Abbildung 3.10 f und g). Diesen könnte nach Owren (1994) eine Funktion beim Aufrechterhalten der Zwischengruppenabstände zukommen. Bei den zur Verfügung stehenden Aufnahmen von *roars* handelt es sich um geräuschhafte Exhalationslaute, die im Durchschnitt 0.348 s dauern. In der Regel liegt die Frequenz mit der Hauptenergie bei etwa 170 Hz und weist über den Laut hinweg keine stärkeren Modulationen auf. Sie treten meist einzeln auf, doch manchmal können auf diesen ersten Laut noch weitere Laute von ähnlicher Länge und geringerer Lautstärke folgen. In solchen Fällen sind nach Owren (persönliche Mitteilung) auch Inhalationslaute zwischen den einzelnen *roars* hörbar.

Bei den *bray*-Serien von *Nasalis* weisen aufeinanderfolgende Einzellaute meist deutlich unterschiedliche Tonhöhen auf. Eine solche Polytonalität wurde ebenfalls bei den *bray*-Serien von *Pygathrix* festgestellt.

Ein anderer lauter Ruftyp hingegen, die "*honks*", wurde nicht mit in die Analyse aufgenommen, da keine sicheren Analogien zu Rufen anderer Arten identifiziert werden konnten.

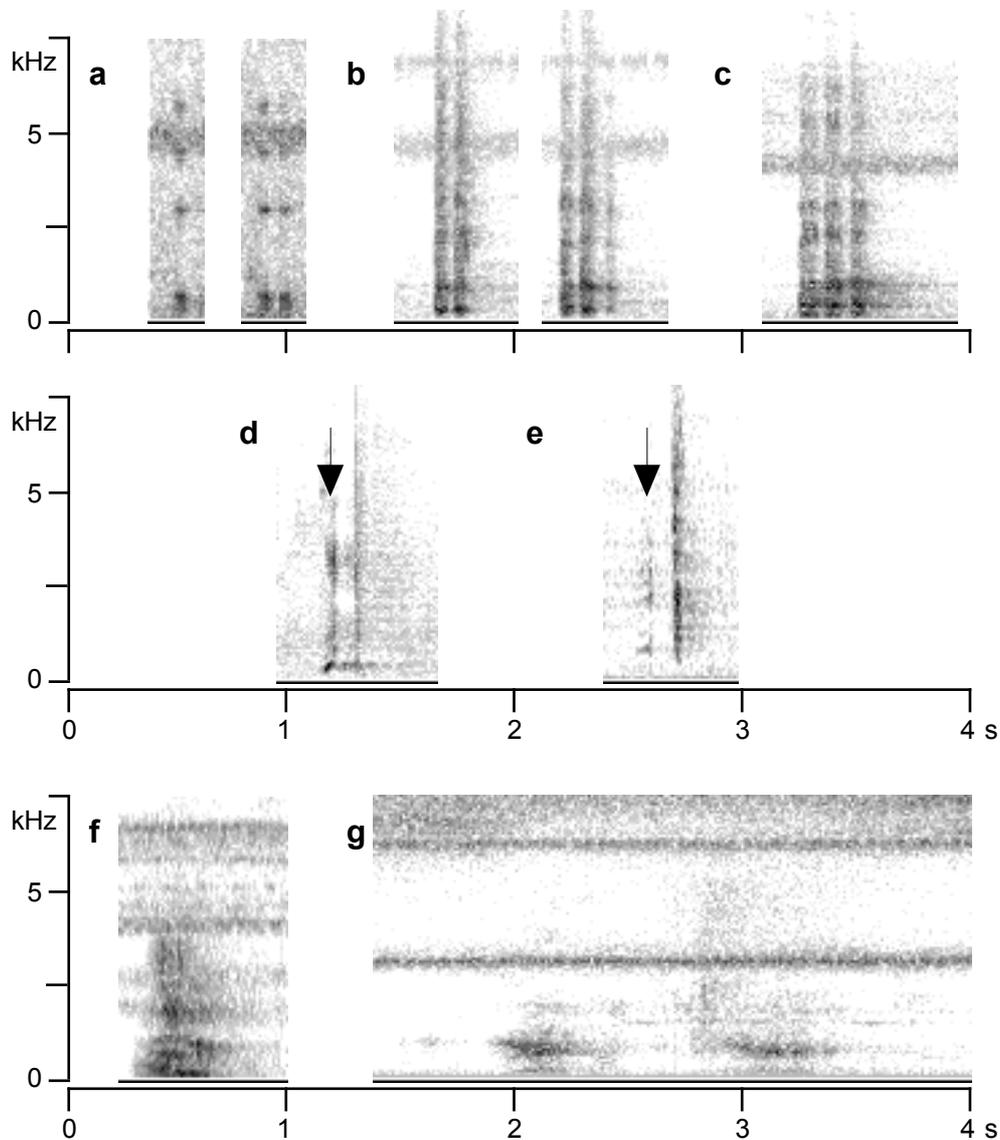


Abbildung 3.10. Sonagramme repräsentativer *loud calls* der Gattungen *Pygathrix*, *Rhinopithecus* und *Nasalis*: (a) zwei *loud calls* von *Pygathrix nemaesus* (b) zwei *loud calls* von *Pygathrix nigripes*, (c) *loud call* von *Pygathrix cinereus*, (d) *Rhinopithecus bieti*, (e) *Rhinopithecus roxellana*, (f) *Nasalis larvatus* (Einzellaute) und (g) *Nasalis larvatus* (zwei Laute). Die Pfeile markieren die Lage der Inhalationslaute.

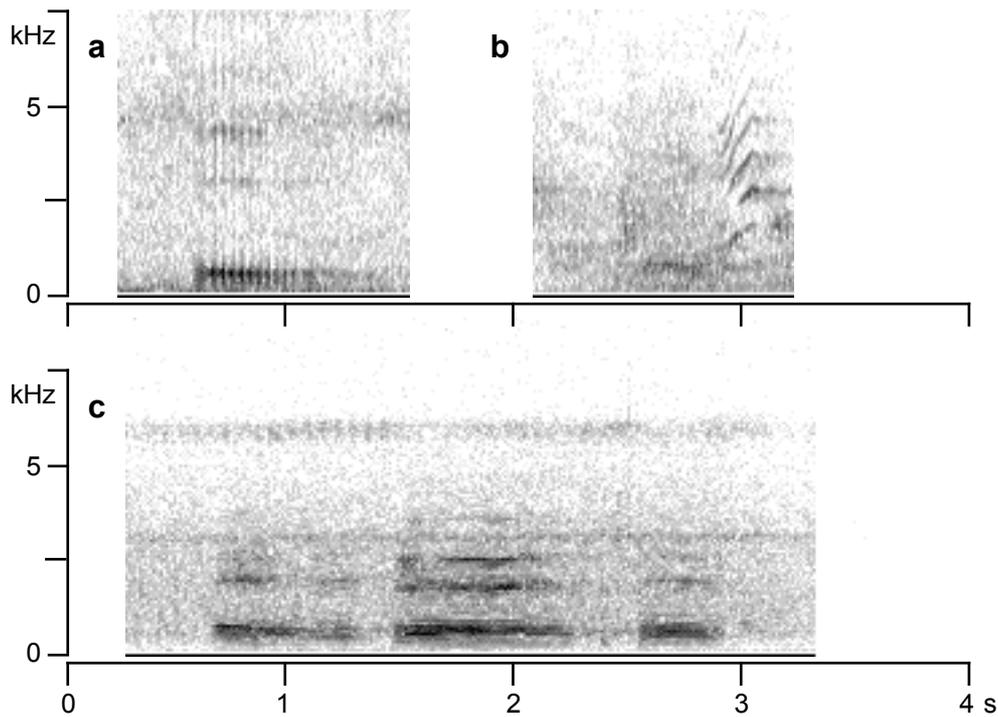


Abbildung 3.11. Sonagramme von *bray*-Rufen der Gattungen *Pygathrix*, *Rhinopithecus* und *Nasalis*: (a) einzelner *bray* von *Pygathrix cinereus*, (b) einzelner *bray* von *Rhinopithecus bieti*, (c) polytonale *bray*-Serie von *Nasalis larvatus*.

3.1.7 Gattung *Simias*

Da mir keine Tonaufnahmen der Pageh-Stumpfnasen (Gattung *Simias*) vorlagen, habe ich alle Informationen zum *loud call* dieser Gattung den Veröffentlichungen von Tilson (1977) und vor allem Tenaza (1989) entnommen. Hiernach setzen sich die *loud calls* aus acht bis 25 nasalen Bell-, oder Grunzlauten zusammen. Im Verlauf dieser durchschnittlich 12.1 s dauernden Serien nimmt die Dauer der Exhalationsintervalle zum Ende hin zu, während die Lautstärke der einzelnen Laute nachlässt. Die Lage der Hauptenergie bleibt in der Frequenz über den *loud call* relativ konstant. Zwischen den Exhalationen sind über den gesamten Ruf hinweg keuchende Laute hörbar, die bei der Inhalation entstehen (Tenaza, 1989; Tilson, 1977). Bei den *loud calls* einiger Männchen folgen auf die Grunzlaute über einige Sekunden hinweg schwache, wimmernde oder quietschende Laute (Tenaza, 1989).

Ob bei *Simias* auch *brays* auftreten, kann anhand der Literatur nicht bestimmt werden. Aussagen von Lisa Paciulli, die exemplarische *bray* Rufe von *Nasalis*, *Rhinopithecus* und *Pygathrix* zum Vergleich zugeschickt erhielt, deuten jedoch darauf hin, dass solche Rufe bei *Simias* nicht vorkommen: “I listened to the vocalizations the other day and after having listened to *simakobus* [*Simias*] for years, cannot say that I ever heard a vocalization like that” (Paciulli, persönl. Mitteilung an Thomas Geissmann, 2003).

3.2 Ergebnisse der phylogenetischen Analyse

3.2.1 Beschreibung der Matrix

Die für die phylogenetische Analyse verwendete Datenmatrix enthält insgesamt 40 Variablen. Von diesen wurden 17 als *ordered* und 23 als *unordered* definiert. Als Außen-Gruppe diente eine Stichprobe von *Colobus satanas*. Die erhaltene Ausgangsmatrix umfasst 64 Stichproben von 45 Taxa der Presbytini. Aus dieser Ausgangsmatrix wurde zweimal durch Poolen ausgewählter Stichproben je eine kleinere Matrix gebaut. Eine Übersicht darüber, welche Stichproben bei welchem Poolungsvorgang miteinander kombiniert wurden, liefert Anhang 11. Alle drei so entstandenen Matrizen befinden sich in vollständiger Form in den Anhängen 12-14. Dies war in manchen Fällen nötig, um innerhalb der von meinem Computer vorgegebenen Rechen- und Speicherleistungen zu bleiben, sollte aber zum anderen auch dazu beitragen, daß die so erhaltenen reduzierten Matrizen durch Poolen besonders kleiner Stichproben eine solidere Datenbasis erhielten.

3.2.2 Kladogramme

In den folgenden Abschnitten sind einige der mit den verschiedenen gepoolten Matrizen errechneten Kladogramme dargestellt. Um bestimmte Teilgruppen der Presbytini genauer untersuchen zu können, wurden bei einigen Berechnungen bestimmte Taxa von der Analyse ausgenommen.

Der Einfachheit halber werden im folgenden Konsensbäume aus mehreren kürzesten Bäumen (heuristisches Verfahren) als Konsensbäume bezeichnet, während die Bootstrap 50% *majority-rule* Konsens-Bäume Bootstrap-Bäume genannt werden.

Die in Abbildung 3.12 dargestellten Bäume wurden basierend auf der zweifach gepoolten Datenmatrix berechnet. Selbst nach der zweifachen Poolung überstieg die vollständige Matrix die Kapazität des Rechners und liess sich erst durch Ausschluß von *T. francoisi* (einer Stichprobe, die nur aus zwei Rufen besteht die aus großer Distanz aufgenommen wurden) bearbeiten.

Der auf 384 kürzesten Bäumen basierende strikte Konsensbaum zeigt eine relativ schlechte Auflösung mit weitgehend treppenartiger Anordnung (Abbildung 3.12a). Einzig die Gattung *Presbytis* wird monophyletisch dargestellt, enthält aber zudem noch *Trachypithecus geei* und *T. pileatus*, sowie alle Gattungen der *odd-nosed*-Gruppe außer *Simias*. Am basalsten im *Presbytis-clade* trennen sich nacheinander *Presbytis potenziani*, *P. thomasi* und *P. hosei* ab. Bei den verbleibenden *Presbytis*-Arten fällt neben einer paarweisen Gruppierung von *P. femoralis robinsoni* und *P. siamensis siamensis* noch eine monophyletische Darstellung der restlichen Mitglieder der Art *P. femoralis* auf. Eine geringe Differenzierung zeigt der Baum auch für die Gattungen *Semnopithecus* und *Trachypithecus*. Sie sind – abgesehen von *T. geei*

und *T. pileatus* – basaler im Baum eingeordnet als die bisher erwähnten Taxa. Sowohl die Arten der Untergattung *Kasi* (*T. johnii* und *T. vetulus*) als auch die beiden Arten *T. phayrei* und *T. hatinhensis* sind jeweils monophyletisch dargestellt. Die Gattung *Simias* spaltet sich am basalsten von Kladogramm ab.

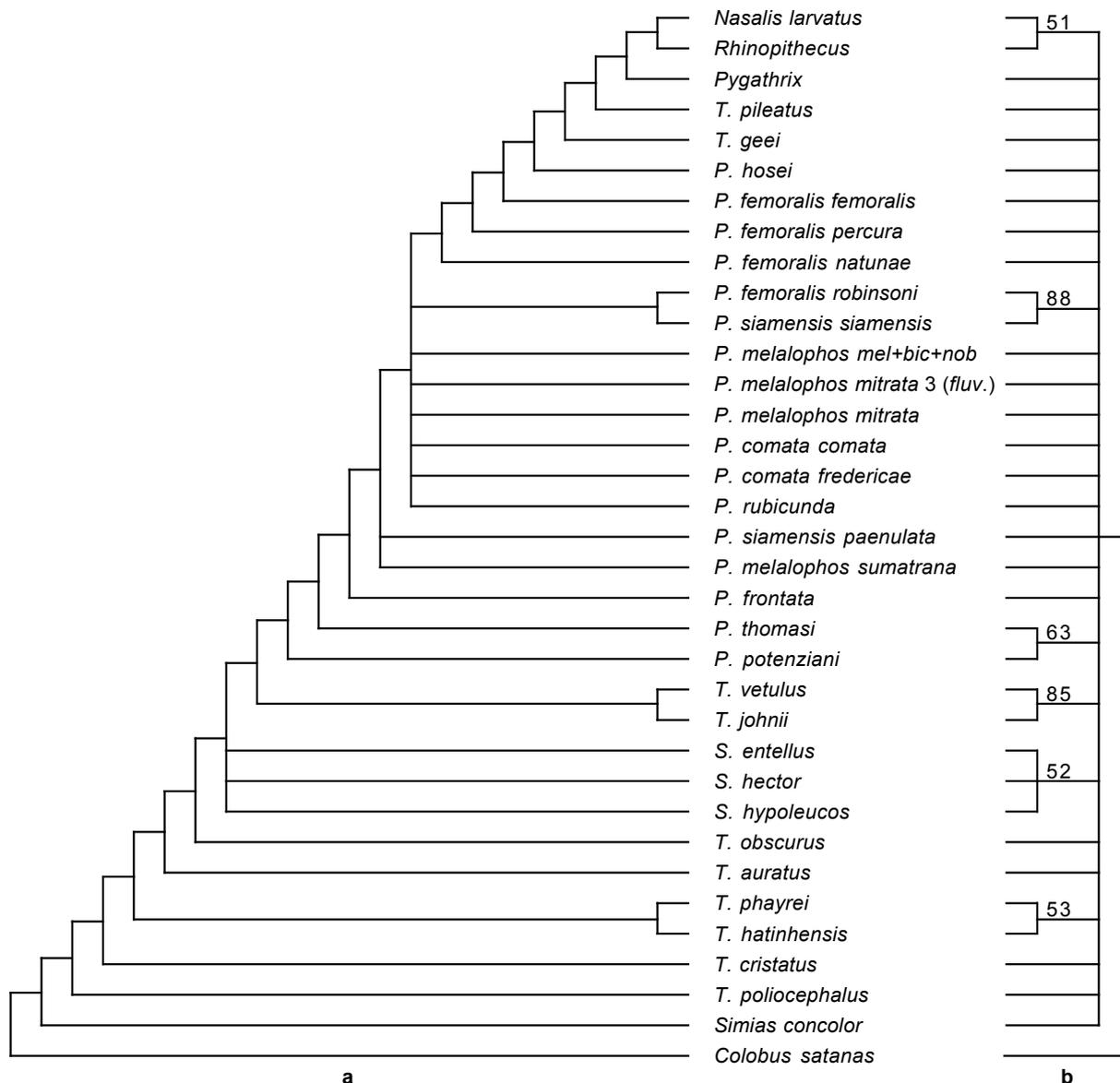


Abbildung 3.12. Maximale Parsimonie-Kladogramme der zweifach gepoolten Stichproben aller untersuchten Gattungen (35 OTUs, $n = 40$ Merkmale). (a) strikter Konsens-Baum aus 384 kürzesten Bäumen nach der heuristischen Suchmethode (Baumlänge 180, CI 0.456, RI 0.786, RC 0.358). (b) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes notiert (Baumlänge 441 CI 0.186, RI 0.218, RC 0.041).

Der mit dem Bootstrap-Verfahren gewonnene analoge Baum (Abb. 3.12b) zeigt nur einen geringen Anteil der eben geschilderten Gruppierungen. Hohe Bootstrap-Werte von mehr als 80% erhält lediglich die paarweise Anordnung der beiden Arten der Untergattung *Kasi* (85%) und die der Taxa *Presbytis femoralis robinsoni* und *P. siamensis siamensis* (88%). Nur

wenige weitere Gruppierungen werden dargestellt, von denen alle relativ schwach (mit weniger als 65%) unterstützt werden.

Die in Abbildung 3.13 abgebildeten Kladogramme wurden ebenfalls anhand der zweifach gepoolten Datenmatrix erstellt. Neben *Trachypithecus francoisi* wurden die Taxa *Trachypithecus geei*, *T. pileatus*, *T. phayrei*, *Semnopithecus hector* und *S. hypoleucos*, die in der Matrix eine hohe Prozentzahl nicht kodierter Merkmale aufweisen, von der Analyse ausgeschlossen.

Die errechneten Bäume geben ein prinzipiell ähnliches Bild wieder, wie die eben erläuterten Kladogramme: In dem aus 1089 kürzesten Bäumen errechneten strikten Konsensbaum weisen die meisten Taxa der Gattung *Presbytis* eine monophyletische Anordnung auf, aus der nur *P. potenziანი* und *P. thomasi* herausfallen und ebenfalls eine monophyletische Gruppe bilden. Von den Taxa der *odd-nosed*-Gruppe fallen nur *Nasalis* und *Rhinopithecus* zusammen. *Pygathrix* fällt in die grosse *Presbytis*-Gruppe. Von der Gattung *Trachypithecus* bilden die meisten Arten eine monophyletische Gruppe. Einzig die Art *T. poliocephalus* und die beiden Arten der Untergattung *Kasi* fallen nicht in diese Gruppe. Dabei handelt es sich um genau die Arten, die besonders lange *loud calls* aufweisen. Von diesen Gruppen werden im Bootstrap-Baum allerdings nur ganz wenige bestätigt: Hohe Bootstrap-Werte weisen nur die Gruppe aus *P. femoralis robinsoni* und *P. siamensis siamensis* (86%) sowie die Untergattung *Kasi* (89%) auf.

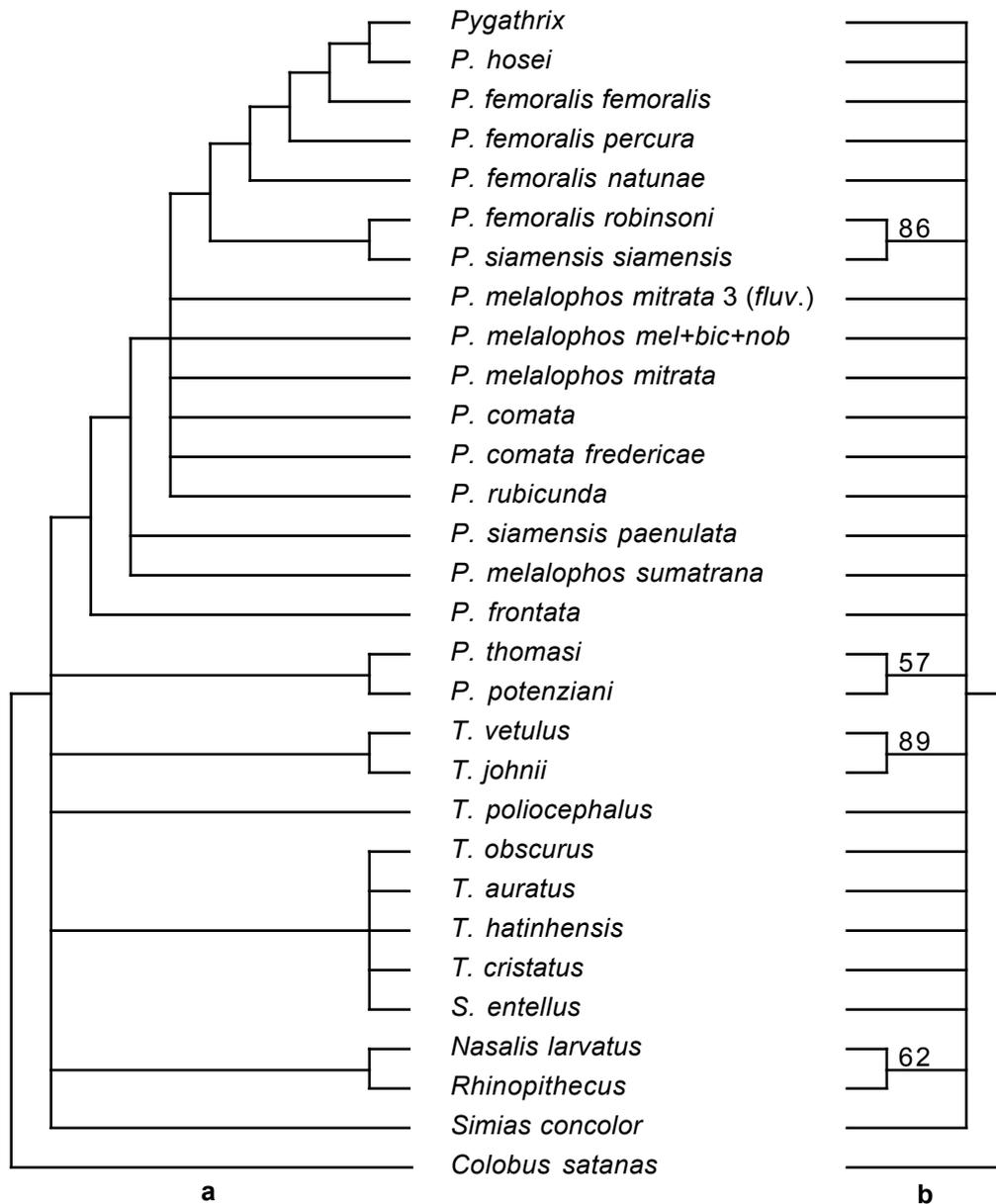


Abbildung 3.13. Maximale Parsimonie-Kladogramme der zweifach gepoolten Stichproben aller untersuchten Gattungen (30 OTUs, $n = 40$ Merkmale). (a) strikter Konsens-Baum aus 1089 kürzesten Bäumen nach der heuristischen Suchmethode (Baumlänge 164, CI 0.500, RI 0.788, RC 0.394). (b) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes notiert (Baumlänge 414, CI 0.198, RI 0.142, RC 0.028).

Abbildung 3.14 zeigt die anhand der einfach gepoolten Datenmatrix für sämtliche Stichproben der Gattungen *Trachypithecus* und *Semnopithecus* mit Ausnahme von *S. hypoleucos* erstellten Kladogramme.

Der aus 12 kürzesten errechnete Konsens-Baum löst die Verwandtschaftsverhältnisse der verschiedenen Taxa nur schlecht auf. Die basale Position von *T. poliocephalus* als Schwester-taxon zu allen verbleibenden Taxa wird durch das Bootstrap-Verfahren sehr gut unterstützt (93%). Die Untergattung *Kasi* ist sowohl im Konsens-, als auch im Bootstrap-Baum (93%)

monophyletisch dargestellt. In letzterem sind die Arten dieser Untergattung jedoch nicht wie im Konsens-Baum als Schwestertaxon zu *T. francoisi* abgebildet. Die im Konsens-Baum dargestellte Monophylie der Gattung *Semnopithecus* unterstützt das Bootstrap-Verfahren mit einem Wert von 66%. Die Gruppierung von *T. geei* mit *T. pileatus* weist einen relativ hohen Bootstrap-Wert auf (81%).

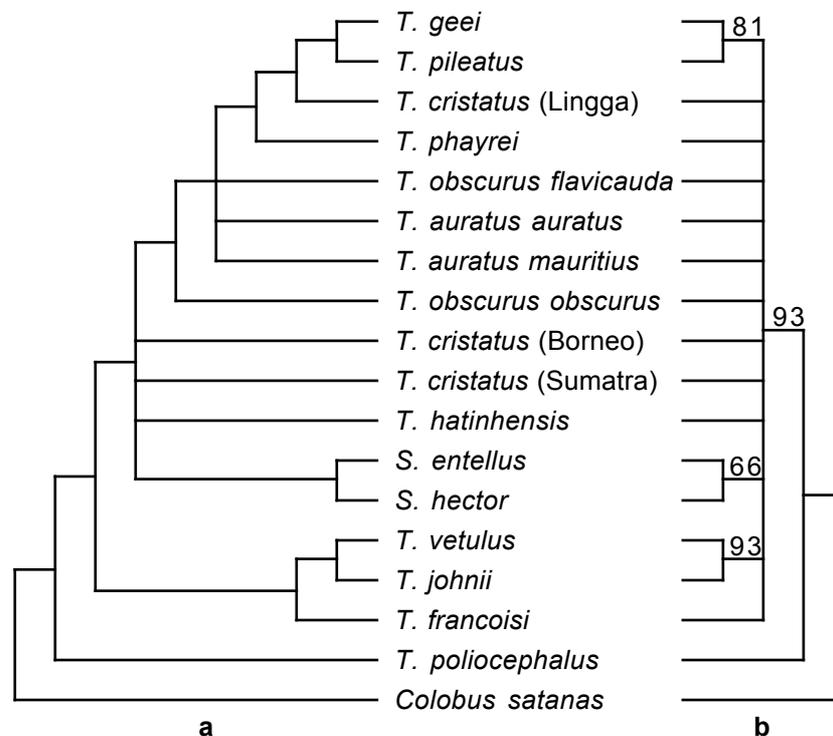


Abbildung 3.14. Maximale Parsimonie-Kladogramme der einfach gepoolten Stichproben der Gattung *Trachypithecus* mit Untergattung *Kasi* (18 OTUs, $n = 29$ Merkmale, nach Ausschluß nicht-informativer Merkmale). (a) strikter Konsens-Baum aus 17 kürzesten Bäumen nach der heuristischen Suchmethode (Baumlänge 78, CI 0.615, RI 0.674, RC 0.415). (b) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes notiert (Baumlänge 106, CI 0.453, RI 0.370, RC 0.167).

Die in Abbildung 3.15 dargestellten Kladogramme wurden auf Basis der einfach gepoolten Datenmatrix errechnet. In die Analyse wurden bis auf die Taxa der Untergattung *Kasi* alle Stichproben der Gattung *Trachypithecus* einbezogen.

In dem Konsens-Baum, der auf 12 errechneten kürzesten Bäumen beruht, zweigen an der Basis nacheinander die beiden Arten *T. poliocephalus* und *T. francoisi* ab. Die Ergebnisse des Bootstrap-Verfahrens unterstützen die basale Position dieser Taxa, deren *loud call* relativ lang ist und aus vielen Einzellaute besteht. Wie auch in den gemeinsam für die Gattungen *Semnopithecus* und *Trachypithecus* berechneten Kladogrammen werden die beiden Arten *T. geei* und *T. pileatus* als Schwestertaxa zusammengestellt. Diese Gruppierung erhält jedoch einen höheren Bootstrap-Wert von 93%. Die Arten *T. geei* und *T. pileatus* besitzen für die in dieser Analyse beinhalteten Taxa relativ untypische *loud calls*.

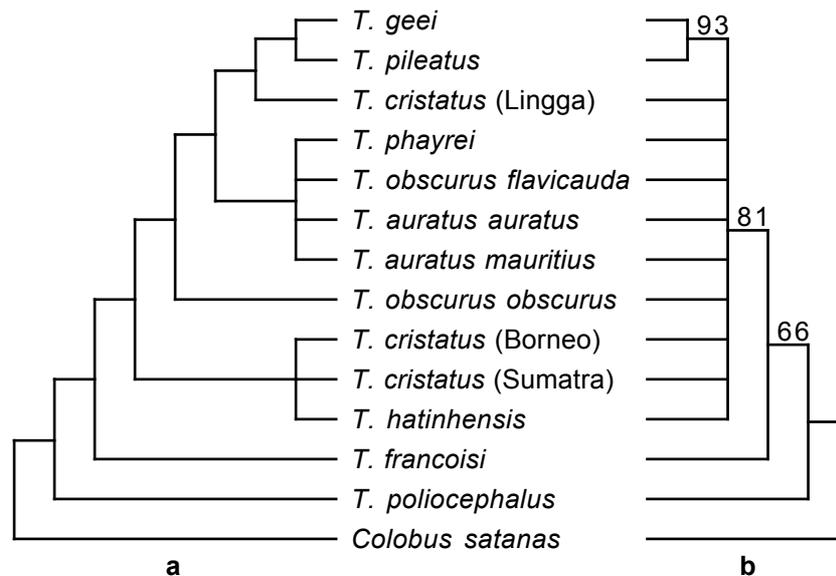


Abbildung 3.15 Maximale Parsimonie-Kladogramme der einfach gepoolten Stichproben der Gattung *Trachypithecus* ohne Untergattung *Kasi* (14 OTUs, $n = 20$ Merkmale, nach Ausschluss nicht-informativer Merkmale). (a) strikter Konsens-Baum aus 12 kürzesten Bäumen nach der heuristischen Suchmethode (Baumlänge 48, CI 0.708, RI 0.731, RC 0.518). (b) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes notiert (Baumlänge 65, CI 0.523, RI 0.404, RC 0.211).

Die in Abbildung 3.16 abgebildeten Kladogramme wurden auf Grundlage der ungepoolten Matrix für sämtliche Arten der Gattung *Presbytis* erstellt. In dem aus 27 kürzesten Bäumen errechneten strikten Konsens-Baum zweigt basal ein Ast ab, in dem die Stichproben von *P. potenziani* und *P. thomasi* positioniert sind. Innerhalb von diesem Ast sind die beiden Stichproben von *P. thomasi* gemeinsam *P. potenziani* gegenübergestellt. Der Bootstrap-Baum stellt diesen Bereich identisch dar: Er unterstützt allerdings lediglich die gemeinsame Anordnung der beiden Arten mit 70% und die der zwei *P. thomasi*-Stichproben mit 83%. Innerhalb der verbleibenden Stichproben bilden *P. hosei* und die den *P. femoralis*-Ruftyp verwendenden Taxa eine monophyletische Gruppe, die durch das Bootstrap-Verfahren jedoch nur äusserst schwach unterstützt wird (50%). Etwas stabiler erscheint dieser Ast nach einer basalen Abspaltung von *P. hosei* (60%). Innerhalb dieser Gruppe sind sämtliche Stichproben von *P. femoralis robinsoni* und *P. siamensis* auf einem Abschnitt positioniert (74%).

Eine besonders gute Auflösung der Taxa, deren *loud call* dem *P. melalophos*-Ruftyp zuzuordnen ist, konnte weder mit der heuristischen noch mit der Bootstrap-Methode erreicht werden. Die Stichproben von *P. frontata*, *P. melalophos sumatrana* und *P. siamensis paenulata* werden in beiden Kladogrammen eher basal eingeordnet.

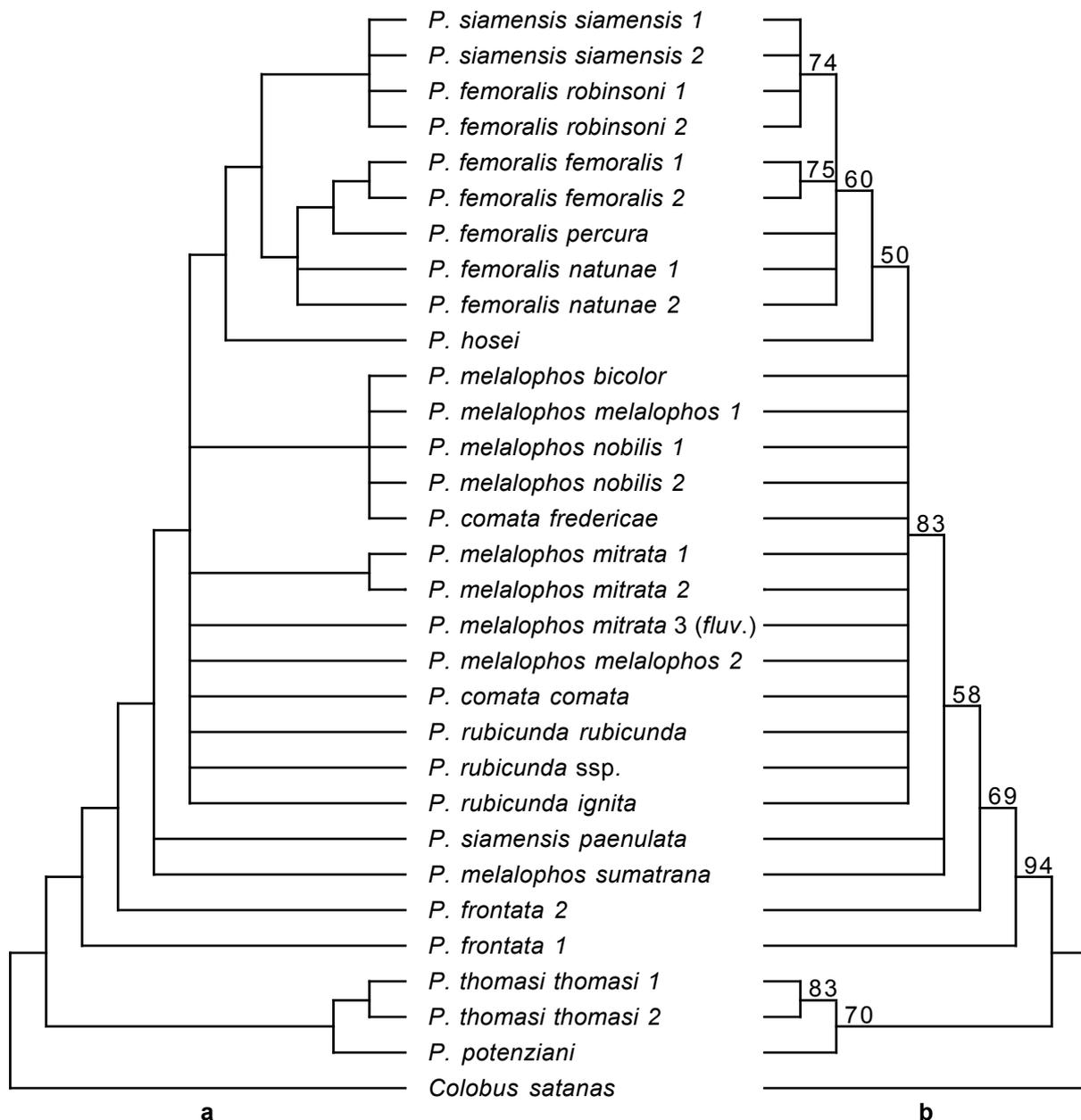


Abbildung 3.16. Maximale Parsimonie-Kladogramme der ungepoolten Stichproben der Gattung *Presbytis* (31 OTUs, n = 40 Merkmale). (a) strikter Konsens-Baum aus 27 kürzesten Bäumen nach der heuristischen Suchmethode (Baumlänge 84, CI 0.702, RI 0.849, RC 0.597). (b) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes notiert (Baumlänge 105, CI 0.562, RI 0.723, RC 0.406).

Die in Abbildung 3.17 a und b dargestellten Kladogramme wurden basierend auf der ungepoolten Datenmatrix erstellt. In die Analyse wurden sämtliche Taxa der *odd-nosed*-Gruppe einbezogen. Der Bootstrap-Baum und der aus zwei kürzesten Kladogrammen errechnete Konsens-Baum stellen die Verwandtschaftsverhältnisse identisch dar. Die Gattung *Simias* scheint die basalste Gattung der *odd-nosed*-Gruppe zu sein. Der zweite abzweigende Ast beinhaltet alle Taxa der Gattung *Pygathrix*. Innerhalb der verbleibenden Gattungen nimmt *Nasalis* eine basale Position ein und ist den zu zwei Arten der Gattung *Rhinopithecus* gegen-

übergestellt. Die Schwesterngruppenpositionierung von *Simias* einerseits und den restlichen Taxa der odd-nosed-Gruppe andererseits wird vom Bootstrap-Verfahren gut unterstützt. Mit Ausnahme der aus *Nasalis larvatus*, *Rhinopithecus bieti* und *R. roxellanae* bestehenden Gruppe, die einen Bootstrap-Wert von 64% erhält, scheinen die Gruppierungen sehr stabil zu sein und erhalten Bootstrap-Werte von mehr als 88%.

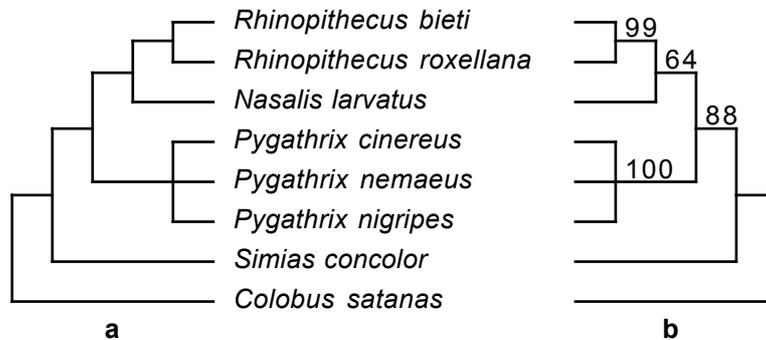


Abbildung 3.17. Maximale Parsimonie-Kladogramme aller Stichproben der *odd-nosed*-Gruppe der Presbytini (8 OTUs, n = 40 Merkmale). (a) strikter Konsens-Baum aus 2 kürzesten Bäumen nach der heuristischen Suchmethode (Baumlänge 47, CI 0.915, RI 0.920, RC 0.842). (b) Bootstrap 50% majority-rule Konsens-Baum. Die Bootstrap-Werte für 1000 Replikationen sind oberhalb der Äste des Baumes notiert (Baumlänge 47, CI 0.915, RI 0.920, RC 0.842).

4. Diskussion

4.1. Phylogenetische Analyse

Die dargestellten Kladogramme stellen die auf Basis der erhobenen Vokaldaten errechneten Verwandtschaftsverhältnisse der Taxa untereinander dar. In den Analysen unter Einbeziehung der grösstmöglichen Anzahl von Taxa ist zumindest ansatzweise eine Gruppenbildung nach Gattungen zu erkennen. Die in den kürzesten Bäumen (oder auf ihnen basierenden Konsens-Bäumen) dargestellten Gruppierungen werden naturgemäss nicht alle durch die Bootstrap-Werte von mehr als 50% unterstützt und erscheinen daher im Bootstrap-Baum unaufgelöst.

4.1.1 *Semnopithecus* und *Trachypithecus*

Die Taxa der Gattungen *Semnopithecus* und *Trachypithecus* konnten in dieser Arbeit nur schlecht aufgelöst werden. Die meisten Taxa weisen kurze Rufe auf, die aus 1-2 Exhalationslauten bestehen. Es leuchtet ein, daß an so kurzen Rufen relativ wenige Merkmale erhoben werden können, was zur geringen Auflösung dieser Gruppe geführt haben dürfte.

Mit Ausnahme von *T. geei* und *T. pileatus* zweigten die Stichproben sämtlicher Taxa in den Kladogrammen basaler ab als diejenigen der Gattung *Presbytis*. Grund hierfür ist möglicherweise die Tatsache, daß die auffälligsten gemeinsamen Merkmale der Gattungen *Semnopithecus* und *Trachypithecus* (das Auftreten von alternierenden Inhalations-Exhalationslauten und von Heullauten) möglicherweise ursprüngliche Merkmale darstellen und daher nicht zur Identifikation phylogenetischer Gruppen beitragen. Zumindest alternierende Inhalations-Exhalationslaute treten auch in den *loud calls* der Außengruppe (*Colobus satanas*) auf und sind vermutlich für die ganze Gruppe der Altweltaffen (Catarrhini) als ursprünglich anzusehen (Geissmann, 2000). In der Gattung *Presbytis* sind deutlich hörbare Inhalationslaute im *loud call* hingegen die Ausnahme.

Die Arten der Untergattung *Kasi* (*T. vetulus* und *T. johnii*) sind in allen berechneten Kladogrammen gemeinsam auf einem von allen anderen Taxa getrennten Ast positioniert. Dies ist vermutlich auf eine Reihe von Sondermerkmalen ihrer Vokalisationen zurückzuführen: Die beiden Arten äussern als einzige Vertreter der Presbytini Grunzheulrufen sowie lange Serien von Heullauten. Zudem scheinen ihre Grunzrufe laut Hohmann (1988a) nicht mit einer Inhalations-, sondern mit einer Exhalationsphase zu beginnen, also genau umgekehrt wie bei allen anderen von uns überprüften *Trachypithecus*- und *Semnopithecus*-Arten. Leider konnte ich letzteren Befund nicht selber an rufenden Vertretern der Untergattung *Kasi* verifizieren. Die sonographischen Unterschiede zwischen von mir und Geissmann (persönl. Mitteilung)

verifizierten Inhalations- und Exhalationslauten bei *Trachypithecus* und *Semnopithecus* lassen mich jedoch vermuten, daß die Zuordnung dieser Laute bei *Kasi* falsch sein könnte.

Trachypithecus poliocephalus leucocephalus stellt in allen Kladogrammen das basalste Taxon der *Trachypithecus* / *Semnopithecus*-Gruppe dar. Die Grunzrufe der von mir untersuchten Stichproben dieser Art weisen eine relativ grosse Anzahl von Lauten, eine lange Dauer und einen geringen Frequenzabfall der Hauptenergie innerhalb der Exhalationslaute auf. Sie weisen somit von allen *Trachypithecus*-Taxa die größte Anzahl gemeinsamer (vermutlich ursprünglicher) Merkmalszustände mit der Außengruppe (*Colobus satanas*) auf.

Die Grunzrufe von *T. francoisi* ähneln denen von *T. poliocephalus* in ihrer Struktur, Länge und Lautzahl. Die in dieser Arbeit verwendeten Aufnahmen wurden jedoch aus grosser Entfernung zum fliehenden Tier aufgenommen, und es ist möglich, daß nicht alle Laute im Sonagramm abgebildet sind. Auch genetische Untersuchungen deuten auf eine enge Verwandtschaft zwischen diesen beiden Taxa hin. Wang (1997) schlägt beispielsweise vor, *T. poliocephalus* als Unterart von *T. francoisi* zu kategorisieren.

Interessanterweise weisen die Grunzrufe von *T. hatinhensis* die oben genannten Merkmale von *T. poliocephalus* und *T. francoisi* nicht auf, obwohl alle drei Arten normalerweise in die Gruppe der Schwarzlanguren oder "*T. francoisi*-group" (Geissmann, 2003; Groves, 2001) gestellt werden und relativ nahe miteinander verwandt sein sollten. Die Grunzrufe von *T. hatinhensis* sind wesentlich kürzer und weisen eine geringe Lautzahl auf, die mehr an die Vertreter der *T. cristatus*- und *T. obscurus*-Gruppen erinnert. In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, inwiefern die mir vorliegenden Grunzrufe von *T. hatinhensis* tatsächlich typisch für diese Art sind. Zumindest ist festzuhalten, daß diese Grunzrufe von in Gefangenschaft lebenden Tieren aufgenommen wurden, während die Stichproben von *T. francoisi* und *T. poliocephalus* aus dem Freiland stammen. Preliminäre Daten an Hybridlanguren (Hohmann, 1988b) lassen jedoch vermuten, daß die artspezifischen Merkmale der Presbytini-*loud calls* erblich sind, ähnlich wie die der Gibbongesänge (Brockelman & Schilling, 1984; Geissmann, 1984, 1993, 2000).

Die untersuchten Grunzrufe der Arten *T. geei* und *T. pileatus* unterscheiden sich sehr deutlich von den normalerweise mit einem Inhalationslaut beginnenden Grunzrufen der meisten anderen *Trachypithecus*- und *Semnopithecus*-Taxa. Auch dieser Befund muß aufgrund der kleinen Stichproben mit Vorsicht betrachtet werden.

Trachypithecus geei und *T. pileatus* haben nach verschiedenen Autoren (Mukherjee, zitiert in Rowe, 1996; Stanford, 1991) keinen territorialen *loud call*, sondern nur bellende Alarmrufe, wie sie auch in meinen Stichproben vertreten waren. Zumindest für *T. pileatus* beschrieben aber bereits Oboussier und v. Maydell (1959) typische Heullaute ("*whoops*"), wie sie bei Vertretern der *Trachypithecus*-*Semnopithecus*-Gruppe die typischen *loud calls* darstellen. Leider lagen mir keine Tonaufnahmen dieser Rufe vor.

4.1.2 *Presbytis*

Bei der nur auf den Vokaldaten basierenden phylogenetischen Analyse stellt sich die Gattung *Presbytis* nicht als klar monophyletische, von den anderen Gattungen der Presbytini zu trennende Gruppe dar. Vielmehr liegen in allen Analysen innerhalb des Astes mit den Taxa der Gattung *Presbytis* auch die Gattungen *Rhinopithecus*, *Nasalis* und *Pygathrix*, sowie die beiden *Trachypithecus*-Arten *T. geei* und *T. pileatus*. Da in allen veröffentlichten Phylogenien davon ausgegangen wird, daß diese Taxa nicht zur Gattung *Presbytis* zu zählen sind, erscheint es sinnvoll, sie bei der Betrachtung dieser Gattung unbeachtet zu lassen.

Innerhalb solcher Kladogramme (Abbildung 3.14) nehmen die Arten *P. potenzi* und *P. thomasi* eine basale Position ein. Beide Arten besitzen *loud calls*, in denen zumindest über Abschnitte hinweg alternierende In- und Exhalationslaute, Grunzlaute und gegen Ende Heul-laute vorkommen, was sie von allen anderen *Presbytis*-Stichproben (außer der einen ebenfalls Inhalationslaute aufweisenden Stichprobe *P. frontata* 1) unterscheidet.

Die Taxa der Art *P. femoralis* bilden mit den Stichproben von *P. siamensis siamensis* eine monophyletische Gruppe. Nur der *loud call* dieser Taxa weist zu Beginn charakteristische Purrs auf und besitzt eine wesentlich kürzere Dauer als alle anderen *loud calls* der Gattung. Innerhalb dieser Gruppe werden die Stichproben von *P. femoralis robinsoni* und *P. siamensis siamensis* mit relativ hohen Bootstrap-Werten (74%) gemeinsam in einen Ast positioniert.

Die aus nur einem *loud call* bestehende Stichprobe von *P. hosei* fällt mit der eben beschriebenen Gruppe in einen Ast. Diese Anordnung wird nur durch einen äußerst niedrigen Bootstrap-Wert von 50% unterstützt. Die Einzellaute des *loud calls* konnten keinem der definierten Lauttypen zugeordnet werden. Falls sich herausstellen sollte, daß es sich bei diesen um Purrs handelt, würde *P. hosei* vermutlich stärker in die Gruppe von *P. femoralis* und *P. siamensis siamensis* integriert werden, während eine Definition als Grunts zu einer basaleren Position führen könnte.

Die verbleibenden Taxa besitzen der Gattung *Presbytis* besitzen einem dem *P. melalophos*-Ruftytyp zugeordneten *loud call* und sind sowohl im Konsens- wie im Bootstrap-Baum schlecht aufgelöst. Tendenziell scheinen Rufe mit längeren Exhalationsintervallen und niedriger Lage der Hauptenergie basaler zu liegen.

Ein interessantes Phänomen zeigt sich innerhalb der Stichproben, die in dieser Arbeit dem Taxon *P. siamensis* zugeordnet wurden. Während (1) der *loud call* von *P. siamensis siamensis* praktisch identisch mit dem von *P. femoralis robinsoni* ist, klingt (2) der *loud call* von *P. siamensis paenulata* davon völlig verschieden und ähnelt stark dem von *P. melalophos sumatrana*.

(1) Aus der vokalen Ähnlichkeit von *P. siamensis siamensis* und *P. femoralis robinsoni* ergeben sich folgende alternative Konsequenzen: (a) Es gibt auf der malayischen Halbinsel keine Verbreitungsgrenze zwischen den beiden Arten, und *siamensis* ist konspezifisch mit

robinsoni. In diesem Fall wäre aufgrund der Alterspriorität *robinsoni* als Unterart von *P. siamensis* zu interpretieren. (b) Es gibt eine Verbreitungsgrenze zwischen den beiden Taxa, aber sie verläuft außerhalb des von unseren Stichproben abgedeckten Gebietes, also weiter nördlich als bisher angenommen. In diesem Fall würden unsere *P. siamensis siamensis* zugeschriebenen *loud calls* tatsächlich von *P. femoralis robinsoni* stammen. Um diese Frage zu beantworten, wären Aufnahmen von weiter nördlich gelegenen Lokalitäten von Interesse.

(2) Aus der vokalen Ähnlichkeit von *P. siamensis paenulata* und *P. melalophos sumatrana* ergeben sich folgende alternative Konsequenzen: (a) Es gibt keine Verbreitungsgrenze zwischen den beiden Taxa, und *paenulata* ist konspezifisch mit *sumatrana*. In diesem Fall würde *paenulata* zu einer Unterart von *P. melalophos*. (b) Aufgrund der konsistenten Unterschiede zwischen den Rufen von *paenulata* und *sumatrana* einerseits und *P. melalophos melalophos*, *P. m. bicolor* und *P. m. nobilis* andererseits stellt sich die Frage, ob nicht eine Artgrenze zwischen diesen beiden Gruppen existiert. In diesem Fall müsste zwischen *P. melalophos* und *P. sumatrana* (inklusive *P. s. paenulata*) unterschieden werden. (c) Zusätzlich ist zu überprüfen, ob unsere Stichprobe von *paenulata* tatsächlich repräsentativ für dieses Taxon ist. Dies ist nicht trivial, weil unser Tondokument von der bisher einzigen Sichtung einer *P. paenulata*-Gruppe nördlich des Barumun River stammt (Vermeer, 1998), der zuvor als nördliche Verbreitungsgrenze des Taxons interpretiert wurde (Aimi & Bakar, 1992, 1996; Whitten, 1987; Whitten et al., 1987).

Brandon-Jones (1996a, 1999, 2001) schlug aufgrund von Fellmerkmalen vor, die Taxa *P. comata*, *P. hosei* und *P. thomasi* als konspezifisch anzusehen und fasste alle drei unter *P. comata* zusammen. Diese interessante Hypothese erscheint aufgrund der uns vorliegenden Tonaufnahmen als höchst unwahrscheinlich. Alle drei Taxa unterscheiden sich radikal in ihren *loud calls* und lassen sich leicht und eindeutig voneinander unterscheiden.

Auch die Einordnung der Taxa *P. melalophos bicolor* und *P. melalophos sumatrana* als Unterarten von *P. femoralis*, wie sie von Brandon-Jones (1996a, 1999, 2000) befürwortet wird, scheint in Anbetracht der vorliegenden, auf vokalen Merkmalen beruhenden Analyse wenig wahrscheinlich: Während alle untersuchten *loud calls* der Art *P. femoralis* zu Beginn eine Anzahl von kurzen Purrs aufweisen und relativ kurz sind, fehlen bei den länger dauernden *loud calls* der Stichproben von *P. melalophos bicolor* und *P. melalophos sumatrana* Purrs völlig.

4.1.2 *odd-nosed*-Gruppe

Die *odd-nosed*-Gruppe stellt sich in den Kladogrammen nicht als monophyletische Einheit dar. Während die Gattung *Simias* ein Schwertertaxon zu allen anderen untersuchten Presbytini bildet, bilden lediglich die verbleibenden drei Gattungen gemeinsam eine monophyletische Gruppe, die jedoch mitten in den *Presbytis*-Cluster zu liegen kommt.

Die drei Gattungen *Rhinopithecus*, *Pygathrix* und *Nasalis* besitzen als einzige der untersuchten Taxa die sogenannten *bray*-Rufe. Dies dürfte wesentlich dazu beigetragen haben, daß die erstellten Kladogramme eine Monophylie dieser Gruppe unterstützen. Da die *bray*-Rufe in der Außengruppe nicht vorkommen, können sie vermutlich als abgeleitetes Merkmal interpretiert werden.

Die Gattungen *Rhinopithecus*, *Pygathrix* und *Nasalis* verfügen – wie auch die meisten Taxa der Gattung *Presbytis* – im Gegensatz zu den meisten (vielleicht sogar allen) Taxa der Gattungen *Semnopithecus* und *Trachypithecus* über keine Heullaute. Dies führt zu einer Einordnung innerhalb der Gattung *Presbytis*. Wie die *loud calls* vom *Presbytis femoralis*-Ruftyp dauern auch diejenigen der Gattungen *Rhinopithecus*, *Pygathrix* und *Nasalis* nur relativ kurz.

Im Gegensatz zur hier erhaltenen Vokalphylogenie interpretieren verschiedene Autoren die beiden Gattungen *Nasalis* und *Simias* als Schwestergruppen (Peng et al., 1993b; Purvis, 1995; Strasser & Delson, 1987). Interessanterweise deutet ein publiziertes Abstract von Owren (1994) darauf hin, daß die *loud calls* der Gattung *Nasalis* durchaus länger sein können als die in meiner Arbeit analysierten, und daß in solchen Fällen Ex- und Inhalationslaute alternierend auftreten. Leider hat Owren (1994) keine quantitativen Messungen oder Sonagramme solcher Rufe publiziert, die für meine Analyse hätten verwendet werden können, und Tonaufnahmen solcher Rufe standen mir nicht zur Verfügung. Sollte dies jedoch eintreten, so könnte *Nasalis* bei einer phylogenetischen Analyse der entsprechend neu kodierte Datenmatrix eventuell seine Position ändern.

Innerhalb der Gattungen *Pygathrix* und *Rhinopithecus* ähneln sich jeweils die *loud calls* der untersuchten Stichproben so stark, daß keine Unterschiede zwischen den jeweiligen Taxa herausgearbeitet werden konnten. Die *loud calls* beider Gattungen sind von relativ kurzer Dauer und besitzen nur wenige, eher geräuschhafte Laute, so daß nur wenige vokale Merkmale für diese Taxa erhoben werden konnten. Zwar variiert innerhalb der Gattung *Pygathrix* die Anzahl der Laute im *loud call* relativ stark, aber dies scheint weniger mit dem Taxon als mit anderen Ursachen (z.B. Kontext, Grad der Erregung) zusammenzuhängen.

Die von den anderen *odd-nosed*-Gattungen isolierte Position der Gattung *Simias* im Kladogramm ist vermutlich auf die wesentlich längeren *loud calls* zurückzuführen. Relativ lange Folgen alternierender In- und Exhalationslaute sind auch typisch für den *loud call* der Aussengruppe (*Colobus*). Eine ähnlich basale Position von *Simias* fanden auch die Autoren einiger früherer Untersuchungen, die vor allem auf kranio-metrischen und dentalen, aber auch postkranialen Daten basierten (Groves & Chestwood, 1994; Jablonski, 1998).

Bei der Interpretation der vokalen Daten ist jedoch zu berücksichtigen, daß die Kodierung der Merkmalszustände für die Gattung *Simias* lediglich auf einer Betrachtung eines veröffentlichten Sonagramms (Tenaza, 1989) und schriftlichen Beschreibungen (Tenaza, 1989; Tilson, 1977) des *loud calls* von *Simias* beruht. Falls Tonaufnahmen von *Simias* verfügbar würden, könnten die Merkmale dieser Gattung wesentlich akurater kodiert werden. Ausser-

dem ist aus den bisher publizierten Daten nicht zu entnehmen, ob *Simias* auch *bray*-Rufe produziert, wie sie bei den anderen Gattungen der *odd-nosed*-Gruppe auftreten.

4.2 Ausblick

In der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, daß die *loud calls (sensu lato)* der Presbytini sich gut für eine Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse in dieser Gruppe eignen und die auf den Vokaldaten basierenden kladistischen Analysen eine Reihe von Rückschlüssen zur Phylogenie der Presbytini ermöglichen. Es stellte sich jedoch heraus, daß innerhalb einiger Gattungen keine gute Auflösung zu erzielen war, wie beispielsweise bei der Gattung *Semnopithecus* und den *Trachypithecus cristatus*- und *obscurus*-Gruppen. Die Gründe hierfür liegen zum einen in der relativ geringen Grösse vieler der untersuchten Stichproben, sind aber auch mit der Art der einiger *loud call*-Typen zu begründen. Bei den schlecht aufgelösten Gruppen handelt es sich meist um Taxa mit kurzen und geräuschhaften *loud calls*. Es leuchtet ein, daß bei solchen Rufen, die aus lediglich 1-2 Lauten bestehen und deren Frequenzverlauf darüber hinaus noch schlecht definiert ist, weniger diagnostische und phylogenetisch informative Merkmale bestimmt werden können, als bei den längeren, tonaleren Rufen vieler anderer Taxa der Presbytini, wie beispielsweise der Gattung *Presbytis*, der Untergattung *Kasi* oder der *T. francoisi*-Gruppe.

Als Außengruppe für diese Studie wurde *Colobus satanas*, ein Vertreter der afrikanischen Schwestergruppe der Presbytini, der Colobini, gewählt. Dieser Vertreter äussert, wie vermutlich alle Vertreter der Gattung *Colobus* (Oates & Trocco, 1983), lange, biphasische *loud calls*. Die Tatsache, daß auch mehrere Gattungen der Presbytini Vertreter mit einem relativ langen *loud call* aus alternierenden Ex- und Inhalationslauten aufweisen (z.B. *Presbytis potenziani*, *Simias concolor*, *Trachypithecus poliocephalus*, Untergattung *Kasi*), unterstützt die Vermutung, daß es sich dabei um für die Presbytini ursprüngliche Merkmale handeln könnte.

In der vorliegenden Studie sollte die gesamte Gruppe der Presbytini betrachtet werden. Dieses Ziel bestimmt natürlich die Art der Merkmalskodierung. Da ein Merkmal in einer Gruppe von Taxa stark variabel sein kann, ohne sich zwischen den Taxa zu unterscheiden, kann dasselbe Merkmal in einer anderen Gruppe von Taxa einen relativ hohen diagnostischen Wert für die einzelnen Taxa aufweisen. Trotzdem muß die Kodieren der Merkmalszustände in diesem Fall relativ grob ausfallen, weil sonst die erste Gruppe in der Analyse unnötig auseinandergerissen würde. In einer Detaillanalyse einzelner Gruppen könnte eine feinere Merkmalskodierung vorgenommen werden, was für diese Gruppen zu einer besser aufgelösten Phylogenie führen würde. Da dieses Vorgehen die Matrix aber für Gesamtanalyse unbrauchbar machen würde, wären zahlreiche gruppenspezifische Kodierungen nötig gewesen, was den Rahmen der vorliegenden Untersuchung gesprengt hätte. Ein besonders vielversprechendes Objekt für eine solche genauere Betrachtung könnte die Gattung *Presbytis* darstellen, deren

loud calls relativ komplex und tonal sind. Bereits in dieser Studie konnten verschiedene *Presbytis*-Arten einwandfrei voneinander unterschieden werden (*P. frontata*, *P. hosei*, *P. potenziani*, *P. thomasi*). Eine Feinanalyse würde mit grosser Wahrscheinlichkeit zu einer besseren Auflösung der restlichen *Presbytis*-Arten führen (*P. femoralis*/*siamensis*-Komplex, *P. comata*/*rubicunda*/*melalophos*-Komplex).

In einer Folgestudie mit einem solchen Ansatz wäre es vorteilhaft, über eine grössere Anzahl von Aufnahmen guter Qualität zu verfügen, welche die bisher nicht oder unterrepräsentierten Taxa abdecken. Tabelle 4.1 enthält eine Übersicht über Tonaufnahmen, denen eine besondere Bedeutung bei der Lösung der nach wie vor ungelösten oder im Verlauf dieser Arbeit neu aufgetretenen Fragen zur Phylogenie der Presbytini zukommen könnte.

Tabelle 4.1. Überblick über wichtige, in Zukunft zu erstellenden Tonaufnahmen einiger Taxa.

Taxon	Kommentar
<i>Presbytis siamensis paenulata</i>	Die von mir untersuchten <i>loud calls</i> stammen von einer sumatranischen Lokalität nördlich des Barumun River (Vermeer, 1998). Diese Gegend wurde vor Anfertigung der Tonaufnahme nicht als Verbreitungsgebiet von <i>paenulata</i> angesehen. Die Rufe ähneln denen von <i>P. melalophos sumatrana</i> . Sind die beiden Taxa konspezifisch? Mit Aufnahmen aus dem traditionellen Verbreitungsgebiet von <i>paenulata</i> liesse sich diese Frage sofort beantworten.
Ostsumatranische Vertreter der Arten <i>P. siamensis</i> , <i>P. femoralis</i> und <i>P. melalophos</i>	Die verschiedenen ostsumatranischen Populationen werden von Brandon-Jones (1996a, b) ganz anders den verschiedenen Arten zugeordnet als von Groves (2001). Diese Zuordnungen ließen sich anhand von Tonaufnahmen leicht überprüfen, da alle drei fraglichen Arten sich in ihren <i>loud calls</i> unterscheiden.
<i>P. hosei</i>	Mir liegt von dieser Art nur eine einzige Tonaufnahme vor, deren Exhalationslaute wegen der schlechten Aufnahmequalität keinem der hier definierten Lauttypen zugeordnet werden konnten. Möglicherweise handelt es sich um Purrs, worauf auch die Aussage von Mitchell (1994) hindeutet, der den Ruf mit dem Trommeln eines Spechtes vergleicht.
<i>Presbytis</i> -Taxon mit unbekannter Zuordnung	Weisse Languren eines nicht identifizierten Taxons wurden im Danum Valley und im Ulu Segama Reservat (Sabah, O-Malaysia) beobachtet. Tiere wurden sowohl in Assoziation mit <i>P. hosei</i> , als auch mit <i>P. rubicunda</i> beobachtet und könnten sowohl Hybride beider Arten oder aber eine noch unbekannte Art darstellen (Anonymous, 1989). Dieses liesse sich anhand von Tonaufnahmen leicht feststellen, da sich die <i>loud calls</i> von <i>P. hosei</i> und <i>P. rubicunda</i> stark unterscheiden.
<i>P. chrysomelas</i>	Diese nordwestborneanische Art wird von Brandon-Jones (1984) zu <i>P. femoralis</i> gezählt, was jedoch von Groves (2001) bezweifelt wird. Die Affinität von <i>P. chrysomelas</i> liesse sich vermutlich anhand einer Tonaufnahme klären.
<i>P. siamensis siamensis</i>	<i>P. siamensis siamensis</i> ist entweder konspezifisch mit <i>P. femoralis robinsoni</i> oder die Artgrenze zwischen beiden Taxa verläuft weiter nördlich auf der malayischen Halbinsel als bisher angenommen. Um die Frage zu klären, wären Tonaufnahmen aus Thailand notwendig.
<i>P. comata comata</i> vs. <i>P. comata fredericae</i>	Laut Brandon-Jones (1995, 1996a, b, 1999) handelt es sich um zwei distinkte javanische Arten, während Nijmann (1997) und Groves (2001) von Konspezifität ausgehen. Die hier untersuchten Aufnahmen weisen auf Unterschiede im <i>loud call</i> hin, die jedoch anhand einer repräsentativeren Stichprobe überprüft werden sollten.
Artenkomplex <i>Trachypithecus barbei</i> , <i>T. germaini</i> , <i>T. phayrei</i>	Dieser Artenkomplex ist in der vorliegenden Studie unterrepräsentiert. Die einzigen hier untersuchten Rufe stammen von der östlichen Unterart von <i>T. phayrei</i> , <i>T. p. crepusculus</i> . Nach Roos (persönliche Mitteilung) ist diese zudem vermutlich von der westlichen Form <i>T. p. phayrei</i> artlich verschieden.
<i>T. francoisi</i> -Gruppe	Auch diese indochinesische Artengruppe ist hier unterrepräsentiert. Die vorliegenden <i>loud calls</i> sind entweder recht lang (<i>T. francoisi</i> und <i>T. poliocephalus leucocephalus</i>) oder bestehen aus nur wenigen Lauten (<i>T. hatinhensis</i>). Diese kurzen Rufe wurden jedoch von einem in Gefangenschaft gehaltenen Tier ausgestossen. Es ist möglich, daß auch <i>T. hatinhensis</i> üblicherweise längere <i>loud calls</i> besitzt. Andernfalls liesse sich der Artenkomplex anhand der <i>loud calls</i> in mindestens zwei Gruppen teilen. Rufe von <i>T. laotum</i> , <i>T. delacouri</i> und <i>T. ebenus</i> liegen bis jetzt nicht vor.
<i>Simias concolor</i>	Die vorliegende Daten von diesem auf den Mentawai-Inseln beheimateten Taxon basieren lediglich auf Beschreibungen und Sonagrammen der <i>loud calls</i> (Tenaza, 1989; Tilson, 1977). Ob <i>Simias</i> auch über <i>bray</i> -Rufe verfügt, ist nicht bekannt. Tonaufnahmen von <i>Simias</i> könnten die hier nur vermutete phylogenetische Position bestätigen oder widerlegen.
<i>Nasalis larvatus</i>	Aussagen von Owren (1994) weisen darauf hin, daß die <i>loud calls</i> von <i>Nasalis</i> auch aus längeren Serien mit alternierenden In- und Exhalationen bestehen können. Entsprechende Tonaufnahmen könnten zu einer Neueinschätzung der hier vermuteten Phylogenie führen.

5. Zusammenfassung

Die verschiedenen *loud calls* der Presbytini weisen eine konservative und artspezifische Struktur auf und werden unter anderem in territorialen Kontexten, zur Aufrechterhaltung des Gruppenzusammenhalts und als Alarmruf benutzt. Aufgrund ihrer stereotypen und bei einigen Taxa recht komplexen Struktur eignen sie sich gut für die Rekonstruktion verwandtschaftlicher Beziehungen.

In der vorliegenden Arbeit wurden die *loud calls* und verwandte Vokalisationen von 30 Taxa aller Gattungen der Presbytini sonographisch analysiert und als Grundlage für eine kladistische Analyse verwendet, mit dem Ziel, Aussagen über die Systematik und Phylogenie dieser Gruppe treffen zu können.

Hierzu wurde eine aus 40 qualitativen und quantitativen Variablen bestehende Datenmatrix erstellt, die als Grundlage für die Berechnung der Kladogramme mit Hilfe der *maximum parsimony*-Methode diente. Dabei wurden nach dem heuristischen Verfahren die jeweils kürzesten Bäume errechnet und mit der Bootstrap-Analyse die gefundenen Gruppen auf ihre Verlässlichkeit hin überprüft. Als Außengruppe wurde *Colobus satanas* verwendet.

Die meisten Taxa ordnen sich in den erstellten Kladogrammen den Gattungen entsprechend an. Eine durch hohe Bootstrap-Werte unterstützte Monophylie wurde jedoch lediglich für die untersuchten Arten der Gattungen *Pygathrix* (99%) und *Rhinopithecus* (97%) errechnet. Diese bilden möglicherweise mit der Gattung *Nasalis* eine monophyletische Gruppe, die aber weniger gut abgesichert ist. Die Gattung *Simias* scheint die basalste Gruppe aller Presbytini zu sein.

Die Gattungen *Semnopithecus* und *Trachypithecus* werden nicht als monophyletische Gruppen dargestellt. Ihre Taxa erscheinen relativ basal und schlecht aufgelöst in der Phylogenie der Presbytini. Die beiden Vertreter der Untergattung *Kasi* bilden eine gut abgesicherte monophyletische Gruppe (83%), die jedoch keiner der Gattungen *Semnopithecus* und *Trachypithecus* eindeutig zugeordnet werden kann.

Zu den Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der nicht monophyletisch erscheinenden Gattung *Presbytis* lassen sich folgende Aussagen treffen: (1) Bei den Taxa *P. thomasi*, *P. hosei* und *P. comata* handelt es sich – entgegen anders lautenden Publikationen – um eigenständige Arten. (2) Eine ebenfalls in früheren Veröffentlichungen vorgeschlagene Einordnung der Taxa *P. melalophos bicolor* und *P. melalophos sumatrana* unter die Art *P. femoralis* muß aufgrund der Vokaldaten abgelehnt werden. (3) Die beiden Taxa *P. femoralis robinsoni* und *P. siamensis siamensis* sind entweder konspezifisch, oder die trennende Artgrenze zwischen ihnen verläuft weiter nördlich als bisher angenommen.

6. Danksagung

Ein ganz herzlicher Dank geht an Thomas Geissmann dafür, daß er mir sein privates Tonarchiv zugänglich gemacht hat und mir in allen Phasen der Arbeit mit Rat und Tat zur Seite stand. Auch für seine Geduld, die Hilfestellungen und Anregungen bei der Anfertigung und Niederschrift dieser Arbeit möchte ich mich bei ihm ganz herzlich bedanken.

Darüber hinaus danke ich Marina Davila Ross, Haiko Dernbach und Robert Dallmann für die grosse Hilfsbereitschaft, die Geduld bei der Beantwortung meiner Fragen und natürlich die interessanten Themen auf dem täglichen Weg zur Mensa.

Mein Dank gilt auch all denen, die die große Anzahl von Tonaufnahmen zur Verfügung gestellt haben, ohne die diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre unterstützt haben: Nantiya Aggimarangsee, Ralf Armbrrecht, Peter Assink, Reza Azmi, Carola Borries, David J. Chivers, Cyril C. Grüter, Marina Davila Ross, Dave Farrow, Mohammed M. Feeroz, Charles M. Francis, S. Paul Gittins, Gottfried Hohmann, Carsten Hüttche, Monika und Mattias Klum, J. Martjan Lammertink, Barney Long, Michael E. Meredith, Tilo Nadler, Vincent Nijman, Richard Ranft, Craig R. Robson, Markus Roth, Shi Lihong, Su Yanjie, Tina Vogt, Bas van Balen, Jan Vermeer, Christian Vogel, Serge Wich, Erik P. Willems. Zusätzliche Informationen über das Lautrepertoire von *Simias concolor* verdanke ich Lisa Paciulli.

Mein größter Dank gilt jedoch meiner Familie für die – besonders in den letzten Arbeitswochen – tolle Unterstützung in allen Lebenslagen, und Katrin Schildknecht dafür, daß sie in einer auch für sie sehr anstrengenden Zeit zu mir gestanden hat und sich meinen oft ungewöhnlichen Arbeitszeiten immer wieder angepasst hat.

7. Literatur

- Aimi, M. & Bakar, A. (1992): Taxonomy and distribution of *Presbytis melalophos* group in Sumatera, Indonesia. *Primates* 33: 191-206.
- Aimi, M. & Bakar, A. (1996): Distribution and deployment of *Presbytis melalophos* group in Sumatera, Indonesia. *Primates* 37(4): 399-409.
- Alley, T. R. (1980): Infantile colouration as an elicitor of caretaking behaviour in Old World primates. *Primates* 21: 416-429.
- Anonymous (1989): New white leaf monkey observed in southeast Sabah. *Primate Conservation* 10 (Dec. 1989): 30-31.
- Bennet, E. & Sebastian, A. C. (1988): Social organization and ecology of Proboscis monkeys (*Nasalis larvatus*) in mixed coastal forest in Sarawak. *International Journal of Primatology* 9: 233-255.
- Bennett, E. L. (1983): *The banded langur: Ecology of a colobine in a West Malaysian rain-forest*. PhD thesis, University of Cambridge, England.
- Bennett, E. L. & Davies, A. G. (1994): The ecology of Asian colobines. In Davies, A. G. & Oates, J. F. (Eds.), *Colobine monkeys: Their ecology, behaviour and evolution* (pp. 129-172). Cambridge: Cambridge University Press.
- Brandon-Jones, D. (1995): *Presbytis fredericae* (Sody, 1930), an endangered colobine species endemic to central Java, Indonesia. *Primate Conservation*. 16: 68-70.
- Brandon-Jones, D. (1984): Colobus and leaf monkeys. In MacDonald, D. (Ed.), *All the world's animals: Primates* (pp. 102-113). New York: Torstar Books Inc.
- Brandon-Jones, D. (1996a): *Presbytis* species sympatry in Borneo versus allopatry in Sumatera: An interpretation. In *Proceedings of the International Conference on Tropical Rainforest: Current issues (1993)*: Universiti Brunei Darussalam.
- Brandon-Jones, D. (1996b): The Asian Colobinae (Mammalia: Cercopithecidae) as indicators of Quaternary climatic change. *Biological Journal of the Linnean Society* 59: 327-350.
- Brandon-Jones, D. (1999): *A revision of the surelis, genus Presbytis Escholtz, 1821 (sensu strictu) (Mammalia: Cercopithecidae)*. PhD dissertation. London: University of London.
- Brandon-Jones, D. (2001): Colobus and leaf monkeys. In MacDonald, D. & Norris, S. (Eds.), *The encyclopedia of mammals* (pp. 380-395). New York: Oxford University Press.
- Brockelman, W. Y. & Schilling, D. (1984): Inheritance of stereotyped gibbon calls. *Nature* 312: 634-636.

- Brotoisworo, E. (1991): The lutung (*Presbytis cristata*) in Pananjung Pangandaran Nature Reserve. Social adaptation to space. In Itani, J. & Kawamura, S. (Eds.), *Comparative primatology monographs vol. 3* (pp. 45-148). Kyoto.
- Charif, R. A.; Mitchell, S. & Clark, C. W. (1995): *Canary 1.2.4 user's manual*. Ithaca, New York: Cornell Laboratory of Ornithology.
- Cheney, D. L. (1987): Interactions and relationships between groups. In Smuts, B. B.; Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M.; Wrangham, R. W. & Struhsaker, T. T. (Eds.), *Primate societies* (pp. 267-281). Chicago: University of Chicago Press.
- Chiarelli, B. (1973): Check-list of Catarrhina primate hybrids. *Journal of Human Evolution 2*: 301-305.
- Corbet, G. B. & Hill, J. E. (1992): *The mammals of the Indomalayan region: A systematic review*. Oxford: Natural Historic Museum Publications.
- Curtin, S. H. (1980): Dusky and banded leaf monkeys. In Chivers, D. J. (Ed.), *Malayan forest primates: Ten years' study in tropical rain forest* (pp. 107-145). New York: Plenum Press.
- Davila Ross, M. (2003): The long calls of wild male orangutans: A phylogenetic approach. Diplomarbeit. Hannover: Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover. 74 pp.
- Disotell, T. R. (2000): Molecular systematics of the Cercopithecidae. In Whitehead, P. F. & Jolly, C. J. (Eds.), *Old World monkeys* (pp. 29-56). Cambridge: Cambridge University Press.
- Elliot, D. G. (1913): *A review of the primates, vol. 3: Anthropeidea, Miopithecus to Pan*. New York: American Museum of Natural History.
- Fend, W. (1986): *Dschungel am Rande des Himmels. Geheimnisvolle Tierwelt am Götterberg auf Sri Lanka (Dokumentarfilm, 45')*. Mainz: ZDF.
- Fend, W. (1989): *Die Nasenaffen von Borneo (Dokumentarfilm, 45')*. Mainz: ZDF.
- Fend, W. (1990): *Die 'Feinschmeckeraffen' von Borneo (Dokumentarfilm, 30')*. Mainz: ZDF.
- Fend, W. (1997): *Seven secret worlds – Secrets of the mangroves (Dokumentarfilm, 45')*. Mainz: ZDF.
- Francini-Naldi, M. (1995): *La comunicazione acustica della scimmia nasuta (Nasalis larvatus, L.) in Sarawak: un'analisi sonografica*. Diploma thesis, Facoltà di Scienze Matematiche, Fisiche e Naturali. Firenze: Università degli Studi di Firenze.
- Gautier, J.-P. (1988): Interspecific affinities among guenons as deduced from vocalizations. In Gautier-Hion, A.; Bourlière, F.; Gautier, J.-P. & Kingdon, J. (Eds.), *A primate radiation: Evolutionary biology of the African guenons* (pp. 194-226). Cambridge: Cambridge University Press.

- Gautier, J.-P. (1989): A redrawn phylogeny of guenons based upon their calls: Biogeographical implications. *Bioacoustics* 2: 11-21.
- Gautier, J.-P. & Gautier, A. (1977): Communication in Old World monkeys. In Sebeok, T. A. (Ed.), *How animals communicate* (pp. 890-964). Bloomington and London: Indiana University Press.
- Geissmann, T. (1984): Inheritance of song parameters in the gibbon song, analyzed in 2 hybrid gibbons (*Hylobates pileatus* x *H. lar*). *Folia Primatologica* 42: 216-235.
- Geissmann, T. (1993): *Evolution of communication in gibbons (Hylobatidae)*. Ph.D. thesis, Anthropological Institute, Phil. Fac. II, Zürich University.
- Geissmann, T. (2000): Gibbon songs and human music from an evolutionary perspective. In Wallin, N. L.; Merker, B. & Brown, S. (Eds.), *The origins of music* (pp. 103-123). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Geissmann, T. (2002): Taxonomy and evolution of gibbons. In Soligo, C.; Anzenberger, G. & Martin, R. D. (Eds.), *Anthropology and primatology into the third millennium: The Centenary Congress of the Zürich Anthropological Institute (Evolutionary Anthropology Vol. 11, Supplement 1)* (pp. 28-31). New York: Wiley-Liss.
- Geissmann, T. (2003): *Vergleichende Primatologie*. Berlin: Springer Verlag. (1.).
- Groves, C. P. (1970): The forgotten leaf eaters, and the phylogeny of the Colobinae. In Napier, J. R. & Napier, P. H. (Eds.), *Old World monkeys: Evolution, systematics and behaviour* (pp. 555-588). New York: Academic Press.
- Groves, C. P. (1993): Order Primates. In Wilson, D. E. & Reader, D. M. (Eds.), *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference* (pp. 243-277). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Groves, C. P. (2000): The phylogeny of the Cercopithecoidea. In Whitehead, P. F. & Jolly, C. J. (Eds.), *Old World monkeys* (pp. 77-98). Cambridge: Cambridge University Press.
- Groves, C. P. (2001): *Primate taxonomy*. Washington and London: Smithsonian Institution Press.
- Groves, C. P. & Westwood, C. (1994): Cladistic analysis of the Colobidae. In *Handbook and abstracts, XVth Congress of the International Primatological Society, 3-8 August 1994, Kuta, Bali, Indonesia* (pp. 164 (Abstract only)). Jakarta, Indonesia: Indonesian Wildlife Society.
- Haimoff, E. H.; Chivers, D. J.; Gittins, S. P. & Whitten, A. J. (1982): A phylogeny of gibbons based on morphological and behavioural characters. *Folia Primatologica* 39: 213-237.
- Haimoff, E. H.; Gittins, S. P.; Whitten, A. J. & Chivers, D. J. (1984): A phylogeny and classification of gibbons based on morphology and ethology. In Preuschoft, H.; Chivers,

- D. J.; Brockelman, W. Y. & Creel, N. (Eds.), *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (pp. 614-632). Edinburgh: Edinburgh University Press.
- Hill, C. A. (1972): Infant sharing in the family Colobidae emphasizing *Pygathrix*. *Primates* 13: 195-200.
- Hill, W. C. O. (1968): The genera of Old World monkeys and apes. In Chiarelli, A. B. (Ed.), *Taxonomy and phylogeny of Old World primates with reference to the origin of man*. Turin: Rosenberg und Sellier.
- Hill, W. C. O. (1970): Primates: Comparative anatomy and taxonomy, VII: Cynopithecinae: Papio, Mandrillus, Theropithecus. Edinburgh: Edinburgh University Press.
- Hill, W. C. O. (1972): Evolutionary biology of the primates. London: Academic Press.
- Hill, W. C. O. & Booth, A. H. (1957): Voice and larynx in African and Asiatic Colobidae. *Journal of the Bombay Natural History Society* 54: 309-321.
- Hohmann, G. (1988a): *Akustische Kommunikationssysteme catarrhiner Primaten: Vergleichende Untersuchungen am Modell der simischen Primatenfauna Südindiens*. Ph.D. thesis, Fakultät für Biologie and der Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Hohmann, G. (1988b): Analysis of loud calls provides new evidence for hybridization between two Asian leaf monkeys (*Presbytis johnii*, *Presbytis entellus*). *Folia Primatologica* 51: 209-213.
- Jablonski, N. G. (1994): The evolution and classification of the snub-nosed langurs (*Rhinopithecus*). In *Handbook and abstracts, XVth Congress of the International Primatological Society, 3-8 August 1994, Kuta, Bali, Indonesia* (pp. 281 (Abstract only)). Jakarta, Indonesia: Indonesian Wildlife Society.
- Jablonski, N. G. (1995): The phyletic position of the douc langurs of Southeast Asia. *American Journal of Physical Anthropology* 35: 185-205.
- Jablonski, N. G. (1998): The evolution of the doucs and the snub-nosed monkeys and the question of the phyletic unity of the odd-nosed colobines. In Jablonski, N. G. & Oxnard, C. E. (Eds.), *The natural history of the doucs and snub-nosed monkeys* (pp. 13-52). Singapore: World Scientific.
- Kawamura, S. (1984): Distribution and vocalization of *Presbytis melalophos* and *P. femoralis* varieties in westcentral Sumatra: A summarized report. In *Kyoto University overseas research report of studies on Asian non-human primates, vol. 3* (pp. 37-44). Kyoto: Kyoto University Primate Research Institute.
- Kitching, I. J.; Forey, P. L.; Humphries, J. & Williams, D. M. (1998): *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis, second edition*. New York: Oxford University Press.
- Klum, M. & Klum, M. (1998): *Das Auge des Regenwaldes (Buch mit compact disk)*. Bern: Scherz Verlag.

- Li, Z. X.; Ma, S. L.; Hue, C. H. & Wang, Y. X. (1982): The distribution and habits of the Yunnan golden monkey, *Rhinopithecus bieti*. *Journal of Human Evolution* 11: 633-638.
- Macedonia, J. M. & Stanger, K. F. (1994): Phylogeny of the Lemuridae revisited: Evidence from communication signals. *Folia Primatologica* 63: 1-43.
- Marshall, J. T. & Marshall, E. R. (1976): Gibbons and their territorial songs. *Science* 193: 235-237.
- Medway, L. (1970): The monkeys of Sundaland. Ecology and systematics of the cercopithecids of a humid equatorial environment. In Napier, J. R. & Napier, P. H. (Eds.), *Old World monkeys. Evolution, systematics, and behavior* (pp. 513-553). New York and London: Academic Press.
- Megantara, E. N. (1989): Ecology, behavior and sociality of *Presbytis femoralis* in eastcentral Sumatra. In Ehara, A. & Kawamura, S. (Eds.), *Comparative primatology monographs vol. 2* (pp. 171-301). Kyoto.
- Meijaard, E. & Nijman, V. (2000): Distribution and conservation status of the proboscis monkey (*Nasalis larvatus*) in Kalimantan, Indonesia. *Biological Conservation* 92: 15-24.
- Mitchell, A. H. (1994): Ecology of Hose's langur (*Presbytis hosei*) in logged and unlogged dipterocarp forest of northeast Borneo. Ph.D. thesis, Yale University.
- Mohnot, S. M. & Srivasta, A. (1992): Evolution of langurs' social organization. *Primate Report* 34: 53-63.
- Moynihan, M. (1970): Some behaviour patterns of Platyrrhine monkeys: II. *Saguinus geoffroyi* and other tamarins. *Smithsonian Contributions to Zoology* 28: 1-77.
- Nadler, T. (1997): A new subspecies of douc langur, *Pygathrix nemaeus cinereus* ssp. nov. *Der Zoologische Garten* 67: 165-176.
- Napier, J. R. & Napier, P. H. (1967): *A handbook of living primates*. London: Academic Press.
- Napier, P. H. (1985): *Catalogue of primates in the British Museum (Natural History) and elsewhere in the British Isles; part III: Family Cercopithecidae, subfamily Colobinae*. London: British Museum (Natural History).
- Newton, P. N. & Dunbar, R. I. M. (1994): Colobine monkey society. In Davies, A. G. & Oates, J. F. (Eds.), *Colobine monkeys. Their ecology, behaviour and evolution* (pp. 311-346). Cambridge: Cambridge University Press.
- Nightingale, N. & Britton, B. (1993): *Auf Leben und Tod: Beobachtungen unter Languren (Dokumentarfilm, 29')*: BBC & National Geographic Society (Copyright der deutschen Version: WDR).

- Nijman, V. (1997): Occurrence and distribution of grizzled leaf monkey *Presbytis comata* (Desmarest, 1882) (Mammalia: Primates: Cercopithecidae) in Java, Indonesia. *Contributions to Zoology* 66: 147-256.
- Oates, J. F.; Davies, A. G. & Delson, E. (1994): The diversity of living colobines. In Davies, A. G. & Oates, J. F. (Eds.), *Colobine monkeys: Their ecology, behaviour and evolution* (pp. 45-73). Cambridge: Cambridge University Press.
- Oates, J. F. & Trocco, T. F. (1983): Taxonomy and phylogeny of black-and-white colobus monkeys. Inferences from an analysis of loud call variation. *Folia Primatologica* 40: 83-113.
- Oates, J. F.; Bocian, C. M. & Terranova, C. J. (2000): The loud calls of black-and-white colobus monkeys: Their adaptive and taxonomic significance in light of new data. In Whitehead, P. F. & Jolly, C. J. (Eds.), *Old World monkeys* (pp. 431-452). Cambridge: Cambridge University Press.
- Oboussier, H. & v. Maydell, G. A. (1959): Zur Kenntnis des indischen Goldlangurs: Ergebnisse der deutschen Indien-Expedition 1955-1957. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 48: 102-114.
- Owren, M. (1994): Tonal vocalisations recorded from adult male proboscis monkey (*Nasalis larvatus*) show context-specific formant variation. In *Handbook and abstracts, XVth Congress of the International Primatological Society, 3-8 August 1994, Kuta, Bali, Indonesia* (pp. 174, Abstract only). Jakarta, Indonesia: Indonesian Wildlife Society.
- Pan, R. L. & Groves, C. P. (2002): The fossil colobine *Mesopithecus pentelicus* and its existing descendents in Africa and Asia. In *Caring for primates. Abstracts of the XIXth congress of the International Primatological Society, 4th-9th August, 2002, Beijing, China* (pp. 16-17). Beijing: Mammalogical Society of China.
- Peng, Y.; Pan, R. & Yu, F. (1994): Classification of Asian langurs. In *Handbook and abstracts, XVth Congress of the International Primatological Society, 3-8 August 1994, Kuta, Bali, Indonesia* (pp. 163 (Abstract only)). Jakarta, Indonesia: Indonesian Wildlife Society.
- Peng, Y. Z.; Ye, Z. Z.; Zhang, Y. & Pan, R. L. (1987): Systematic taxonomy in golden leaf monkeys (*Rhinopithecus*). *International Journal of Primatology* 8: 488 (Abstract only).
- Peng, Y. Z.; Pan, R. L. & Jablonski, N. G. (1993a): Classification and evolution of Asian colobines. *Folia Primatologica* 60(1-2): 106-117.
- Peng, Y. Z.; Ye, Z. Z.; Zhang, Y. & R., P. (1993b): The systematic position of golden leaf monkey (*Rhinopithecus*). *Primate Report* 35: 73-84.

- Pocock, R. I. (1934): The monkeys of the genera *Pithecus* (or *Presbytis*) and *Pygathrix* found to the east of the Bay of Bengal. *Proceedings of the Zoological Society, London* 1934: 895-961, + 2 plates.
- Purvis, A. (1995): A composite estimate of primate phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 348: 405-421.
- Roché, J. C. (1994): *Le monde des singes / Primate world vol. 1 (compact disk no. 30001-2, Sittelle, rue des jardins, F-38710 Mens, France)*. Mens: Sittelle.
- Roonwal, M. L. (1984): Tail form and carriage in Asian and other primates, and their behavioural and evolutionary significance. In: *Current primate researches* (pp. 93-151). Jodhpur, India: Department of Zoology, University of Jodhpur.
- Roos, C. & Nadler, T. (2001): Molecular evolution of the douc langurs. *Der Zoologische Garten, NF* 71: 1-6.
- Rowe, N. (1996): *The pictorial guide to the living primates*. East Hampton, New York: Pogonias Press.
- Ruhiyat, Y. (1983): Socio-ecological study of *Presbytis aygula* in West Java. *Primates* 24: 344-359.
- Shi, L. & Xi, Z. (2002): *The mystery of the Yunnan snub-nosed monkey*. Dokumentarfilm auf Video Disk (VCD), 40'. Beijing.
- Snowdon, C. T. (1989): Vocal communication in New World monkeys. *Journal of Human Evolution* 18: 611-633.
- Snowdon, C. T. (1993): A vocal taxonomy of the callitrichids. In Rylands, A. B. (Ed.), *Marmosets and tamarins: Systematics, behaviour, and ecology* (pp. 78-94). Oxford and New York: Oxford University Press.
- Stanford, C. B. (1991): *The capped langur in Bangladesh: Behavioral ecology and reproductive tactics (Contributions to primatology vol. 26)*. Basel: Karger.
- Stanger, K. F. (1995): Vocalisations of some Cheirogaleid prosimians evaluated in a phylogenetic context. In Alterman, L.; Doyle, G. A. & Izard, M. K. (Eds.), *Creatures of the dark: The nocturnal prosimians* (pp. 353-376). New York: Plenum Press.\$
- Steenbeck, R. & Assink, P. (1998): Individual differences in long-distance calls of male wild Thomas langurs (*Presbytis thomasi*). *Folia Primatologica* 69: 77-80.
- Strasser, E. (1992): Hindlimb proportions, allometry, and biomechanics in Old World monkeys (Primates, Cercopithecidae). *American Journal of Physical Anthropology* 87: 187-213.
- Strasser, E. & Delson, E. (1987): Cladistic analysis of cercopithecoid relationships. *Journal of Human Evolution* 16: 81-99.

- Struhsaker, T. T. (1970): Phylogenetic implications of some vocalizations of *Cercopithecus* monkeys. In Napier, J. R. & Napier, P. H. (Eds.), *Old World monkeys. Evolution, systematics, and behavior* (pp. 365-444). New York and London: Academic Press.
- Sudhaus, W. & Rehfeld, K. (1992): *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Swofford, D. L. (1990): *PAUP. Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.0: Manual (unpublished draft)*. Champaign, Illinois: Illinois Natural History Survey.
- Swofford, D. L. & Olsen, G. J. (1990): Phylogeny reconstruction. In Willis, D. M. & Moritz, C. (Eds.), *Molecular systematics* (pp. 411--501). Sunderland, Mass.: Sinauer.
- Tak, P. C. & Kumar, G. (1984): Field observations on tail carriage in two primates from the Kashmir Valley, India (the langur, *Presbytis entellus* and the macaque, *Macaca mulatta*). In Roonwal, M. L.; Mohnot, S. M. & Rathore, N. S. (Eds.), *Current primate researches* (pp. 201-205). Jodhpur, India: Department of Zoology, University of Jodhpur.
- Tenaza, R. R. (1989): Intergroup calls of male pig-tailed langurs (*Simias concolor*). *Primates* 30: 199-206.
- Tilson, R. L. (1976): Infant coloration and taxonomic affinity of the Mentawai islands leaf monkey, *Presbytis potenziani*. *Journal of Mammalogy* 57: 766-769.
- Tilson, R. L. & Tenaza, R. R. (1976): Monogamy and duetting in an Old World monkey. *Nature* 263: 320-321.
- Tilson, R. L. (1977): Social organization of Simakobu monkeys (*Nasalis concolor*) in Siberut Island, Indonesia. *Journal of Mammalogy* 58: 202-212.
- van Gelder, R. G. (1977): Mammalian hybrids and generic limits. *American Museum Novitates* 2635: 1-25.
- Wang, W.; Forstner, M. J. R.; Zhang, Y.; Liu, Z.; Wei, Y.; Huang, H.; Hu, H.; Xie, Y.; Wu, D. & Melnick, D. J. (1997): A phylogeny of Chinese leaf monkeys using mitochondrial ND3-ND4 gene sequences. *International Journal of Primatology* 18: 305-320.
- Wang, W.; Su, B.; Lan, H.; Zhang, Y.; Lin, S.; Liu, R.; Liu, A.; Hu, H.; Xie, Y. & Wu, D. (1995): rDNA difference and phylogenetic relationship of two species of golden monkeys three species of leaf monkeys. In Xia, W. & Zhang, Y. (Eds.), *Chinese primate research and conservation* (pp. 77-81 (Chinese text, English summary)). Beijing: China Forestry Publishing House.
- Wang, Y. X.; Jiang, X. L. & Feng, Q. (1999): Taxonomy, status and conservation of leaf monkeys in China. *Zoological Research* 20: 306-315.
- Wang, Y. X.; Jiang, X. L. & Li, D. (1998): Classification and distribution of the extant subspecies of golden snub-nosed monkey (*Rhinopithecus (Rhinopithecus) roxellana*). In

- Jablonski, N. G. & Oxnard, C. E. (Eds.), *The natural history of the doucs and snub-nosed monkeys*. Singapore: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd.
- Wangchuk, T.; Kawamoto, Y. & Aimi, M. (2001): Discovery of a contact zone between golden langurs (*Trachypithecus geei*) and capped langurs (*Trachypithecus pileatus*) in Buthan. *American Journal of Primatology* 54 (Supplement 1): 40 (Abstract only).
- Watanabe, K. (1981): Variations in group composition and population density of the two Mentawaiian leaf monkeys. *Primates* 22: 145-160.
- Weitzel, V.; Yang, C. M. & Groves, C. P. (1988): A catalogue of primates in the Singapore Zoological Reference Collection. *The Raffles Bulletin of Zoology* 36: 1-166.
- Whitten, A. J. (1987): The *Presbytis* of Sumatra. *Primate Conservation* 8: 46-47.
- Whitten, A. J.; Damanik, S. J.; Anwar, J. & Hisyam, N. (1987): *The ecology of Sumatra, 2nd edition (1st edition: 1984)*. Yogyakarta, Indonesia: Gadjah Mada University Press.
- Wilson, C. C. & Wilson, W. L. (1977): Behavioral and morphological variation among primate populations in Sumatra. *Yearbook of Physical Anthropology 1976* 20: 207-233.
- Wilson, W. L. & Wilson, C. C. (1975): Species-specific vocalizations and the determination of phylogenetic affinities of the *Presbytis aygula-melalophos* group in Sumatra. In Kondo, S.; Kawai, M. & Ehara, A. (Eds.), *Contemporary primatology. Proceedings of the Fifth International Congress of Primatology, Nagoya* (pp. 459-463). Basel: Karger.
- Wirth, R.; Adler, H. J. & Nguyen Quoc Than (1991): Douc langurs: How many species are there? *Zoonoos* 64: 12-13.
- Wittiger, L. (2002): *Die long calls der Callitrichidae: Ein Beitrag zu ihrer Phylogenie*. Staatsexamensarbeit. Freiburg: Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. 83 pp.
- Zain, B. M. M. (2001): *Molecular systematics of the genus Presbytis*. Ph.D. thesis, Columbia University.
- Zhang, Y.-P. & Ryder, O. A. (1998): Mitochondrial cytochrome b gene sequences of Old World monkeys: With special reference on evolution of Asian colobines. *Primates* 39(1): 39-49.
- Zhang, H. (2002): *[The Guangxi province – a beautiful garden]*. Dokumentarfilm auf Video Disk (VCD). Beijing: District Administration, Beijing University, and News and Information Centre of Xinhua.
- Zimmermann, E. (1990): Differentiation of vocalizations in bushbabies (Galaginae, Prosimiae, Primates) and the significance for assessing phylogenetic relationships. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 28: 217-239.

8. Anhänge

Anhang 1. Hersteller der analysierten Tonaufnahmen

Taxon, Aufnahmehersteller	Lokalität	Datum und Kommentare
<i>Presbytis</i>		
<i>P. comata</i>		
Vincent Nijman	Gunung Pancar, Java, Indonesien	27. 11. 2001
<i>P. comata fredericae</i>		
Thomas Geissmann	Linggo Asri, Dieng Plateau, Zentral-Java, Indonesien	26. 09. 2000
<i>P. femoralis femoralis</i>		
Carsten Hüttche	Gunung Panti, Johore, W-Malaysia	03. 09. 1993
Carsten Hüttche	Nee Soon Swamp forest, Singapore	19. 09. 1993
<i>P. femoralis natunae</i>		
J. Martjan Lammertink	Semala, Bunguran, Natuna-Inseln	01. 07. 2001
J. Martjan Lammertink	Bedung, Bunguran, Natuna-Inseln	21. 05. 2001
J. Martjan Lammertink	Lintang, Bunguran, Natuna-Inseln	09. 07. 2001
Thomas Geissmann und Jan Vermeer	Ragunan Zoo, Jakarta, Java, Indonesien	13. 09. 1998 und 05. 01. 1993
<i>P. femoralis percura</i>		
Bas van Balen	Lowlands, Danau Bawah, Riau, Sumatra, Indonesien	?
Erri Noviar Megantara	4 km nordwestl. von Perawang, Sumatra, Indonesien	?
<i>P. femoralis robinsoni</i>		
S. Paul Gittins	Vermutlich Sungai Dal, W-Malaysia	
Reza Azmi	Pedu Lake, nördl. Sg. Muda, Kedah, W-Malaysia	Nov. 2001
<i>P. frontata</i>		
Michael E. Meredith	Poun, Batang Ai NP, Sarawak, O-Malaysia	?
Marina Davila Ross	Nanga Rirung, Batang Ai NP, Sarawak, O-Malaysia	August 2001
J. Martjan Lammertink	Kepayang, Kalimantan, O-Malaysia	26. 04. 1999
<i>P. hosei sabana</i>		
Charles M. Francis	Lumerau Forest Reserve (=Tabin Wildlife Reserve), O-Sabah, Borneo, O-Malaysia	30. 1. 1983
<i>P. melalophos bicolor</i>		
Jan Vermeer	Etwa 30 km östl. Muaratebo, Sumatra, Indonesien	12. 11. 1993
<i>P. melalophos melalophos</i>		
Jan Vermeer	30 km südl. Padang, Sumatra, Indonesien	14. 11. 1993
Barney Long	Tandai Valley, Sumatra, Indonesien	08. 08. 1995
Markus Roth	Yogyakarta Zoo, Java, Indonesien	01. 09. 1994
<i>P. melalophos mitrata</i>		
Bas van Balen	Way Kambas, S-Sumatra, Indonesien	?
Thomas Geissmann und Vincent Nijman	Way Kambas, S-Sumatra, Indonesien	20. 01. 2001
Thomas Geissmann	Kedaung, südl. Pringsewu, S-Sumatra, Indonesien	27. 01. 2001
Thomas Geissmann	Bukit Pelawi, S-Sumatra, Indonesien	19. 01. 2001
Thomas Geissmann	Hutan Lindung (Nähe Lake Ranau), S-Sumatra, Indonesien	25. 01. 2001
<i>P. melalophos mitrata (fluviatilis)</i>		
Jan Vermeer	Etwa 80 km südl. Jambi, Sumatra, Indonesien	11. 11. 1993
<i>P. melalophos nobilis</i>		
Jan Vermeer	2 km westl. Muarabungo, Sumatra, Indonesien	13. 11. 1993
Thomas Geissmann	Ragunan Zoo, Jakarta, Java, Indonesien	13. 09. 1998
<i>P. melalophos sumatrana</i>		
Erik P. Willems	Gunung Sibayak, N-Sumatra, Indonesien	
Peter Assink	Lau Kawar, N-Sumatra, Indonesien	November 1993
<i>P. potenziani</i>		
David J. Chivers	Paitan, Siberut, Mentawai Ins., Indonesien	07. 04. 1976
Jan Vermeer	S-Siberut, Mentawai Ins., Indonesien	27. 11. 1993

Anhang 1. (Fortsetzung)

Taxon, Aufnahmehersteller	Lokalität	Datum und Kommentare
<i>P. rubicunda rubicunda</i> Vincent Nijman	Sungai Wain, SW-Kalimantan, SW-Borneo, Indonesien	29. 09. 2000
<i>P. rubicunda</i> ssp. David J. Chivers	Sepilok, Sabah, N-Borneo, O-Malaysia	25. 06. 1981
<i>P. rubicunda ignita</i> Marina Davila Ross Marina Davila Ross Michael E. Meredith	Nanga Rirung, Batang Ai NP, Sarawak, O-Malaysia Bukit Spantu, Batang Ai NP, Sarawak, O-Malaysia Telu Menak, Batang Ai NP, Sarawak, O-Malaysia	August 2001 August 2001 1992
<i>P. siamensis paenulata</i> Jan Vermeer	15 km südl. Prapat, Lake Toba, Sumatra, Indonesien	23. 11. 1993
<i>P. siamensis siamensis</i> David J. Chivers Charles M. Francis Charles M. Francis Charles M. Francis	Kuala Lompat, Krau Game Reserve, W-Malaysia Ampang Impounding Reservoir, W-Malaysia Kuala Lompat, Krau Game Reserve, W-Malaysia Pasoh Forest Reserve, Negri Sembilan, W-Malaysia	21. 08. 1977 19. 07. 1981 17. 08. 1986 17. 08. 1986
<i>P. thomasi thomasi</i> Peter Assink Jan Vermeer	Bukit Lawang NP, N-Sumatra, Indonesien Bukit Lawang NP, N-Sumatra, Indonesien	August 1990 August 1990
<i>P. thomasi thomasi (nubila)</i> Peter Assink Serge A. Wich	Ketambe Research Station, N-Sumatra, Indonesien Ketambe Research Station, N-Sumatra, Indonesien	August 1990 ?
Trachypithecus		
<i>T. auratus auratus</i> Tina Vogt Vincent Nijman	West-Bali-NP, Indonesien Gunung Halimun, W-Java, Indonesien	Januar – Juli 2000 Juli – August 2000
<i>T. auratus mauritius</i> Thomas Geissmann	Linggo Asri, Dieng Plateau, Zentral-Java, Indonesien	28. 09. 2000
<i>T. cristatus cristatus</i> Werner Fend Mattias + Monika Klum Vincent Nijman J. Martjan Lammertink Thomas Geissmann	Bako NP, Sarawak, NW-Borneo, O-Malaysia Bako NP, Sarawak, NW-Borneo, O-Malaysia Way Kambas, S-Sumatra, Indonesien Pinang, Lingga Insel Gunung Kembang, S-Sumatra, Indonesien	1989 (Fend, 1990) 1998 (Klum & Klum, 1989) 17.-18. 01. 2001 18. 09. 2001 23. 01. 2001
<i>T. francoisi</i> Thomas Geissmann	Kim Hy, Na Ri district, Bac Kan province, NO-Vietnam	13. 03. 1998
<i>T. geei</i> Dave Farrow	Shemgang, Buthan	22. 04. 2002
<i>T. hatinhensis</i> Thomas Geissmann	Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam	Oktober 2002
<i>T. obscurus obscurus</i> David J. Chivers Chris Hails Chris Hails Charles M. Francis S. Paul Gittins Reza Azmi	Kuala Lompat, Krau Game Reserve, W-Malaysia Kuala Lompat, Krau Game Reserve, W-Malaysia Pasoh Forest Reserve, Negri Sembilan, W-Malaysia Kuala Lompat, Krau Game Reserve, W-Malaysia vermutl. Sungai Dal, W-Malaysia Gunung Ulu Kali, Genting Highlands, Selangor, W-Malaysia	21. 08. 1977 18. 07. 1981 Juni 1981 1992 ? Nov. 2001
<i>T. obscurus flavicauda</i> Nantiya (Choon) Aggimarangsee Dave Farrow	Khao Lommuak, Praehuap, Khiri Khan, Thailand Kaeng Krachan, Thailand	? 04. 02. 2002
<i>T. phayrei</i> Thomas Geissmann	Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam	Oktober 2002
<i>T. pileatus</i> Dave Farrow M. M. Feeroz	Lingmethang, Buthan Madhopur, Bangladesch	14.04. 2002
<i>T. poliocephalus</i> Zhang, H. Chines. Fernsehfilm Thomas Geissmann	Guangxi province, China Guangxi province, China Shanghai Zoo, China	2002 (Zhang, 2002) ca. 1993 28. 10. 1993

Anhang 1. (Fortsetzung)

Taxon, Aufnahmehersteller	Lokalität	Datum und Kommentare
<i>T. (Kasi) johnii</i> Gottfried Hohmann Dave Farrow Dave Farrow Dave Farrow Bryan Bertram	Mundathurai, S-Indien Anaimalai Sanctuary, Tamil Nadu, S-Indien Megamalai Peryar, S-Indien Ostacamvad, nördl. Coimbatore, S-Indien Anaimalai Sanctuary, Tamil Nadu, S-Indien	1985-1987
<i>T. (Kasi) vetulus monticola</i> Werner Fend	Adam's Peak, Sri Lanka	1986 (Fend, 1986)
<i>T. (Kasi) vetulus philbricki</i> Gottfried Hohmann	Pollunaruwa, Sri Lanka	1985-1987
Semnopithecus		
<i>S. entellus</i>		
Jan Euden und Jeremy Evans	Unbekannte Freilandlokalität	1998 (Euden & Evans, 1998)
Mike Lemmon und Phil Chapman	Jodhpur, NW-Indien	2000 (Lemmon & Chapman, 2000)
Paul Holts Christian Vogel Hans Lutgens Hans Lutgens Nightingale and Britton	Ranthambhor, Rajasthan, NW-Indien Sariska Wildlife Reservat, nördl. Jaipur, NW-Indien Madhopur and Jodhpur, Rajasthan, NW-Indien Sawai Madhopur district, Rajasthan, NW-Indien vermutlich Jodhpur, NW-Indien	30. 01. 1997 November 1985 November 1985 (Nightingale & Britton, 1993)
<i>S. hector</i>		
Ralf Armbrrecht	Ramnagar, Chitwan district, S-Nepal	16. 12. 1993 – 19. 04. 1994
<i>S. hypoleucos</i>		
Gottfried Hohmann	Mundathurai, S-Indien	1985-1987
Pygathrix		
<i>P. cinereus</i>		
Tilo Nadler Thomas Geissmann	Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam	Oktober 2002
<i>P. nemaus</i>		
Thomas Geissmann	Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam	Oktober 2002
<i>P. nigripes</i>		
Craig Robson Thomas Geissmann	Mt Pantar, Di Linh, Lam Dong Provinz, S-Vietnam Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam	06.06.1991 Oktober 2002
Rhinopithecus		
<i>R. bieti</i>		
Xi Zhinong Cyril C. Grüter	Baimaxueshan Nature Reserve, Deqin County, Yunnan, China Kunming Institute of Zoology, Yunnan, China	1996-1998 (Shi & Xi, 2002) 2002
<i>R. roxellanae</i>		
Yanjie Su	Shennongjia National Nature Reserve, China	?
Nasalis		
<i>N. larvatus</i>		
Werner Fend Milena Francini-Naldi	Bako Nationalpark, Sarawak, O-Malaysia, NW-Borneo Bako Nationalpark, Sarawak, O-Malaysia, NW-Borneo	1989 (Fend, 1989) Aug.-Sept. 1993 (Francini-Naldi, 1995)
P. Barbeau und M. Todisco	Tanjung Puting, Kalimantan, SW-Borneo	Sept. 1985 (Roché, 1994)
Colobus (Außengruppe)		
<i>C. satanas</i>		
Catherine Bouchain	Réserve de La Lopé, Gabun	24. 03. 1987

Anhang 2. Beschreibung der Stichproben

Stichprobengrößen für alle in die Auswertung eingegangenen Taxa. Der Schrägstrich trennt jeweils Anzahl der Rufe und Anzahl der Individuen.

Taxon	Recordist	Lokalität	Grunz- rufe	Grunz- Heul- rufe	Heul- rufe	bray- Rufe
<i>Presbytis</i>						
<i>P. comata comata</i>	Nijman	Gunung Pancar	2/1			
<i>P. comata fredericae</i>	Geissmann	Dieng Plateau	3/1			
<i>P. femoralis femoralis</i>	Hüttche	Gunung Panti	10/1			
	Hüttche	Nee Soon	10/1			
<i>P. femoralis natuna</i>	Lammertink	Semala Natuna I.	10/1			
	Lammertink	Bedung Natuna I.	10/1			
	Lammertink	Lintang Natuna I.	10/1			
<i>P. femoralis natuna?</i>	Geissmann und Vermeer	Jakarta Zoo	10/1			
<i>P. femoralis percura</i>	van Balen	Danau Bawah	6/1			
	Megantara	Perawang	"7"/1+			
<i>P. femoralis robinsoni</i>	Gittins	Sungai Dal?	10/1			
	Azmi	Pedu Lake	5/1			
<i>P. frontata</i>	Meredith	Puon, Batang Ai	3/1			
	Davila Ross	Batang Ai	2/1			
	Lammertink	Kepayang	10/1			
<i>P. hosei</i>	Francis	Tabin Wildlife Reserve	1/1			
<i>P. melalophos melalophos</i>	Vermeer	Padang	2/1			
	Long	Tandai	1/1			
	Roth	Yogyakarta Zoo	3/1			
<i>P. melalophos bicolor</i>	Vermeer	Batang Hari	2/1			
<i>P. melalophos mitrata</i>	van Balen	Way Kambas	2/1			
	Geissmann und Nijman	Way Kambas	7/1+			
	Geissmann	Kedaung	1/1			
	Geissmann	Bukit Pelawi	1/1			
	Geissmann	Hutan Lindung	2/1			
<i>P. melalophos mitrata (fluviatilis)</i>	Vermeer	Jambi	2/1			
<i>P. melalophos nobilis</i>	Vermeer	Mara Bungong	7/1+			
	Geissmann	Ragunan Zoo	4/1			
<i>P. melalophos sumatrana</i>	Willems	Gunung Sibayak, nahe Berastagi	1/1			
	Assink	Lau Kawar	2/1			
<i>P. potenziani</i>	Chivers	Paitan, Siberut I.	1/1			
	Vermeer	S-Siberut I.	2/1			
<i>P. rubicunda rubicunda</i>	Nijman	Sungai Wain	2/1			
<i>P. rubicunda ssp.</i>	Chivers	Sepilok	7/1+			
<i>P. rubicunda ignita</i>	Davila Ross	Batang Ai 1	1/1			
	Davila Ross	Batang Ai 2	7/1+			
	Meredith	Telu Menak	2/1			

Anhang 2. (Fortsetzung)

Taxon	Recordist	Lokalität	Grunz- rufe	Grunz- Heul- rufe	Heul- rufe	bray- Rufe
<i>P. siamensis paenulata</i>	Vermeer	Prapat	1/1			
<i>P. siamensis siamensis</i>	Francis	Kuala Lompat	10/1			
	Chivers	Kuala Lompat	6/1			
	Francis	Ampang	10/1			
	Francis	Pasoh Forest Reserve	10/1			
<i>P. thomasi</i>	Assink	Bukit Lawang	3/1			
	Vermeer	Bukit Lawang	5/1			
<i>P. thomasi (nubila)</i>	Assink	Ketambe	1/1			
	Wich	Ketambe	21/3			
<i>Trachypithecus</i>						
<i>T. auratus auratus</i>	Vogt	West-Bali NP	10/2		7/1	
	Nijman	Gunung Halimun	4/1			
<i>T. auratus mauritius</i>	Geissmann	Dieng Plateau	10/1			
<i>T. cristatus</i>	Fend	Bako NP	10/1			
	Klum	Bako NP	10/1			
	Nijman	Way Kambas	10/1			
	Geissmann	Gunung Kembang	10/1			
	Lammertink	Lingga	6/1			
<i>T. francoisi</i>	Geissmann	Kim Hy, NO-Vietnam	2/1			
<i>T. geei</i>	Farrow	Shemgang	7/1			
<i>T. hatinhensis</i>	Geissmann	Cuc Phuong EPRC	10/1		14/1	
<i>T. obscurus obscurus</i>	Chivers	Kuala Lompat, Krau	5/1		1/1	
	Francis	Kuala Lompat, Krau	10/1			
	Chris Hails (NSA09)	Krau	10/1			
	Chris Hails (NSA10)	Pasoh Forest	2/1			
	Azmi	Gunung Ulu Kali, Genting Highlands	5/1			
	Gittins	Sungai Dal?	10/1			
<i>T. obscurus flavicauda</i>	Aggimarangsee	Khao Lommuak	7/1+			
	Farrow	Khaeng Krachan	8/1			
<i>T. phayrei</i>	Geissmann	Cuc Phuong EPRC	8/1			
<i>T. pileatus</i>	Farrow	Lingmethang	10/1			
<i>T. poliocephalus</i>	chines. TV	Guangxi Province	1/1			
	Zhang	Guangxi Province	5/1+			
	Geissmann	Shanghai Zoo			1/1	
<i>T. (Kasi) johnii</i>	Hohmann	Mundathurai		10/1+	7/1+	
	Farrow	Anaimalai		2/1		
	Farrow	Megamalai Peryar		1/1		
	Farrow	Ostacamvad		1/1		
	Bertram	Anaimalai	2/1	3/1		
<i>T. (Kasi) vetulus monticola</i>	Fend	Adam's Peak	1/1	3/1	1/1	
<i>T. (Kasi) vetulus philbricki</i>	Hohmann	Pollunaruwa		10/1+	8/1+	

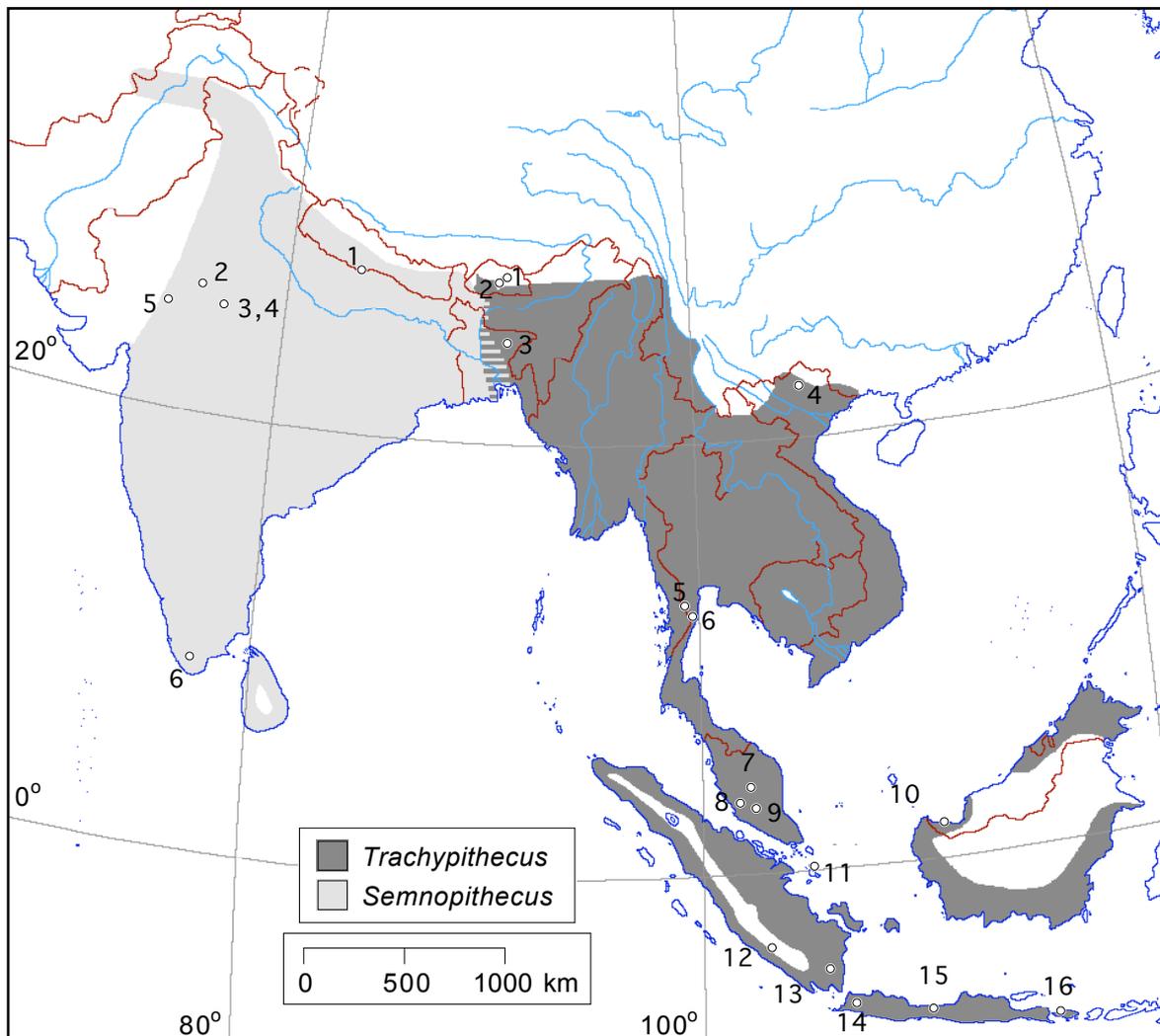
Anhang 2. (Fortsetzung)

Taxon	Recordist	Lokalität	Grunz- rufe	Grunz- Heul- rufe	Heul- rufe	bray- Rufe
<i>Semnopithecus</i>						
<i>S. entellus</i>	Lemmon und Chapman	Jodhpur	1/1		4/1	
	Nightingale und Britton	Jodhpur	1/1		6/1	
	Lutgens	Madhopur und Jodhpur			3/1	
	Vogel	Sariska			7/1+	
	Holts	Rantambhor, Rajasthan	6/1		2/1	
	Lutgens	Sawai Madhopur			1/1	
	Euden und Evans	NW-Indien	3/1			
<i>S. hector</i>	Armbrecht	Ramnagar			10/2+	
<i>S. hypoleucos</i>	Hohmann	Mundathurai	4/1+		7/2+	
<i>Pygathrix</i>						
<i>P. cinereus</i>	Nadler	Cuc Phuong EPRC	29/2+			
	Geissmann	Cuc Phuong EPRC	9/2			8/1
<i>P. nemaus</i>	Geissmann	Cuc Phuong EPRC	8/1			3/1
<i>P. nigripes</i>	Geissmann	Cuc Phuong EPRC	13/1			
	Robson	Mt. Pantar	10/2+			
<i>Rhinopithecus</i>						
<i>R. bieti</i>	Xi Zhinong	Baimaxueshan NR	7/1+			
	Grüter	Kunming Institute of Zoology	10/1+			6/1+
<i>R. roxellanae</i>	Su Yanjie	Shennongjia NR	7/1+			
<i>Nasalis</i>						
<i>N. larvatus</i>	Fend	Bako NP				4/1
<i>N. larvatus</i>	Francini-Naldi	Bako NP	10/1			10/1
	Barbeau	Tanjung Putting	10/1			
<i>Simias</i>						
<i>S. concolor</i>		Sinakak und Simalegu Inseln	16/2+			
Außengruppe:						
<i>Colobus satanas</i>	Bouchain	Réserve de La Lopé, Gabun	7/1			

Anhang 3. Aufnahmeausrüstung, die für die Anfertigung der Tonaufnahmen verwendet wurde

Aufnahme-Hersteller	Tonaufnahmeggerät	Mikrofon
Ralf Armbrrecht	Sony WM-D6C PRO	Sennheiser MKH-815 T
Peter Assink	Sony TC-D5M	Sony ECM-144
Bryan Bertram	Nagra III, 19 cm/s	Grampian DP5 + Parabol 600
Marina Davila Ross	Sony TC-D5M	Sennheiser ME-60
Dave Farrow	Sony TCM-5000	Sennheiser ME-60
Milena Francini-Naldi	Uher 4200	unbekannt
Thomas Geissmann	Sony WM-D6C	JVC MZ-707
Chris Hails	Sony TC-158 SD	Ando
Gottfried Hohmann	Uher-Monitor, 19 cm/s	Sennheiser K3N-M88 und ME-40
Paul Holts	Sony TCM-5000EV, 4.75 cm/s	Telinga DAT3 Parabol-Mikrophon
J. Martjan Lammertink	Sony TCD-D7 DAT	Telinga PRO Science Parabol-Mikrophon
Hans Lutgens	Sony TSC-310	Sony
Erri Noviar Megantara	Sony TC-DS PRO	Sony C-74
Vincent Nijman	Sony WM-D3	Sennheiser MKE 300
Su Yanjie	Sony Video Hi8 Handycam Pro	eingebaut
Jan Vermeer	Sony TCD-T7 (DAT)	Sennheiser MD-441
Tina Vogt	Sharp MD-MT 15	Sony ECM-S959C
Serge Wich	Sony WM-D6C	Sony ECM-T140

Anhang 4. Karte der Stichprobenlokalitäten für *Semnopithecus* und *Trachypithecus*



Verbreitungskarte der Gattung *Presbytis* für die Region der südlichen malayischen Halbinsel, Sumatra und Borneo.

Semnopithecus

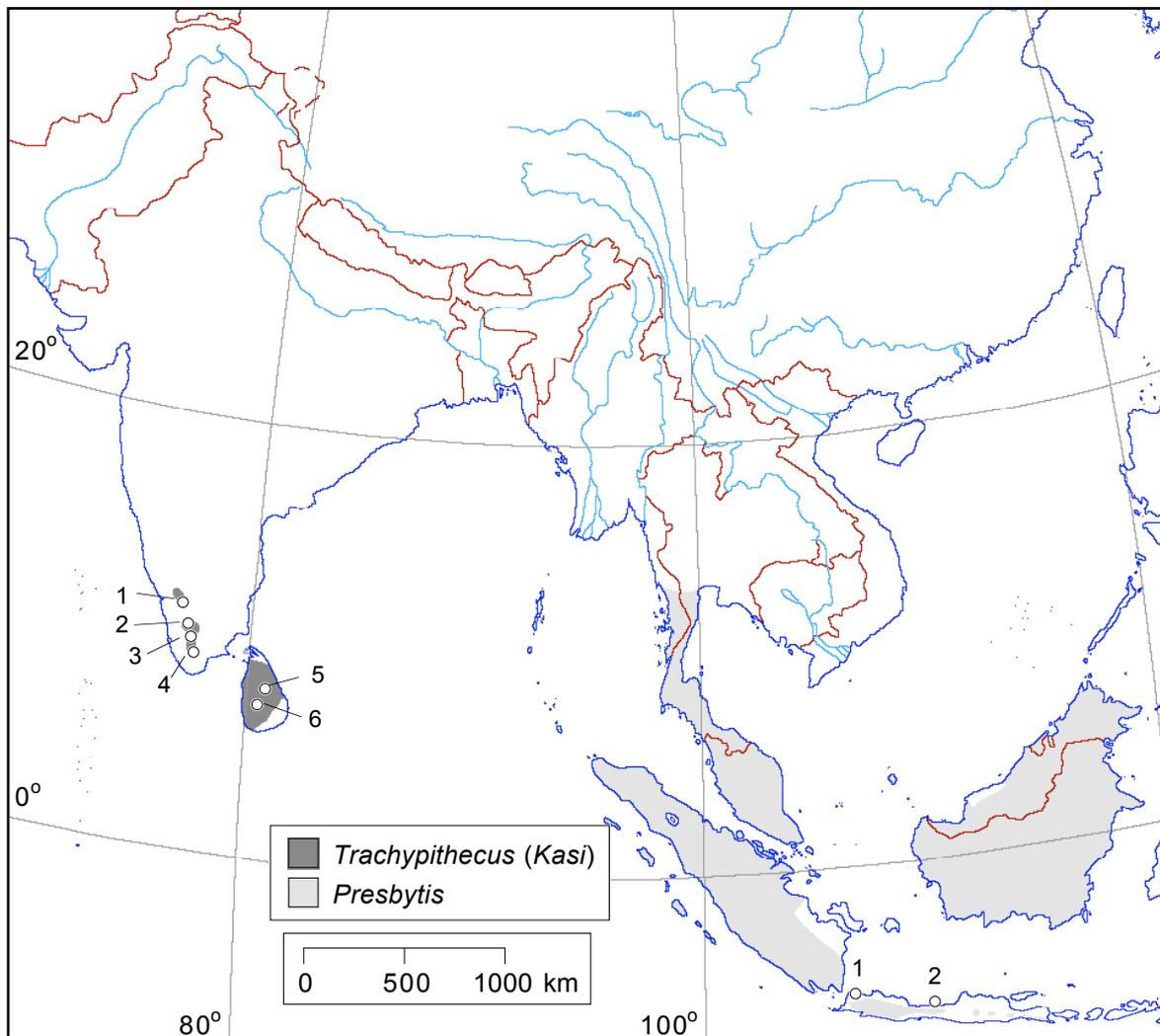
- 1 Ramnagar, Nepal
- 2 Sariska Wildlife Reservate, Indien
- 3 Sawai Madhopur, Indien
- 4 Ranthambhor Sanctuary, Indien
- 5 Jodhpur, Indien
- 6 Mundathurai, Indien

Trachypithecus

- 1 Shemgang, Bhutan
- 2 Lingmethang, Bhutan
- 3 Madhopur, Bangladesch
- 4 Kim Hy, Vietnam

- 5 Khaeng Krachan, Thailand
- 6 Khao Lommuak, Thailand
- 7 Krau Game Reserve,
- 8 Gunung Ulu Kali, Genting Highlands
- 9 Pasoh Forest Reserve
- 10 Bako NP, Borneo
- 11 Pinang, Lingga
- 12 Gunung Kembang
- 13 Way Kambas
- 14 Gunung Halimun
- 15 Linggo Asri
- 16 West Bali NP

Anhang 5. Karte der Stichprobenlokalitäten für *Trachypithecus* (Subgenus *Kasi*) und *Presbytis* (Teil 1)



Verbreitungskarte der Gattung *Presbytis* für die Region der südlichen malayischen Halbinsel, Sumatra und Borneo.

***Trachypithecus* (*Kasi*)**

Indien

- 1 Udagamandalam
- 2 Anamailai Sanctuary
- 3 Megamalai Peryar
- 4 Mundathurai

Sri Lanka

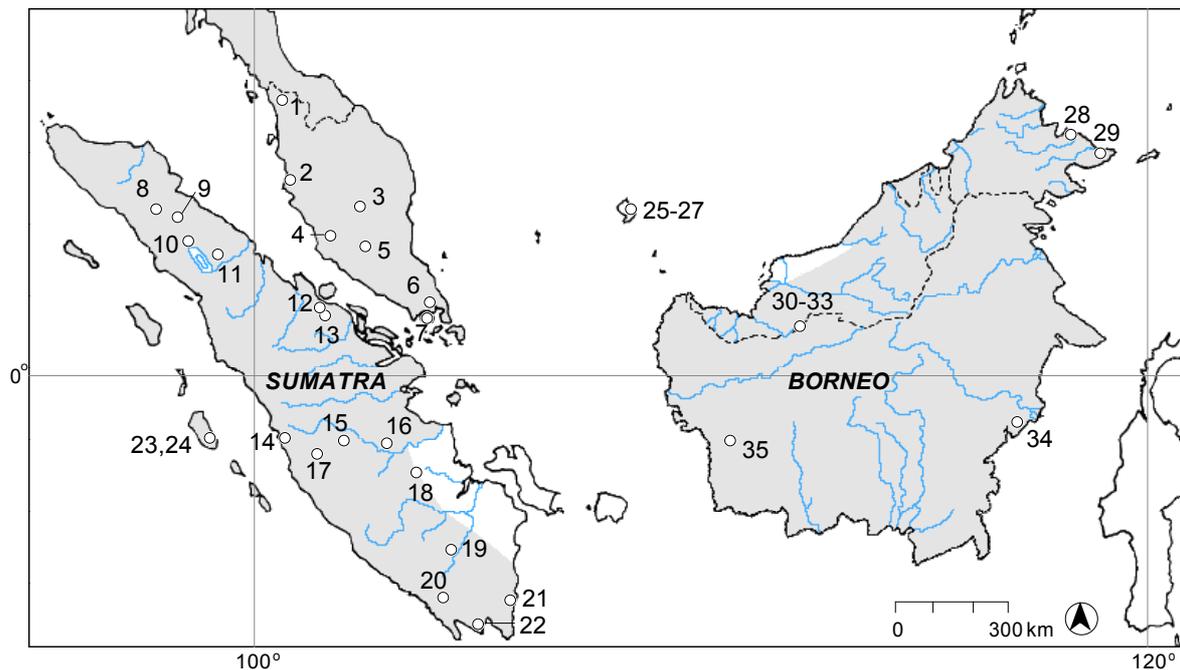
- 5 Pollunaruwa
- 6 Adam's Peak

***Presbytis*:**

West-Malaysia, Sumatra, Borneo, Mentawai-Inseln, Natuna-Inseln: siehe Detail-Karte Anhang 6.

Java (Indonesien)

- 1 Gunung Pancar
- 2 Linggo Asri

Anhang 6. Karte der Stichprobenlokalitäten für *Presbytis* (Teil 2)

Verbreitungskarte der Gattung *Presbytis* für die Region der südlichen malayischen Halbinsel, Sumatra und Borneo.

Malayische Halbinsel, Malaysia

- 1 Pedu Lake
 - 2 Sungai Dal
 - 3 Krau Game Reserve
 - 4 Ampang Impounding Reservoir
 - 5 Pasoh Forest Reserve
 - 6 Gunung Pantl
 - 7 Nee Soon Swamp Forest
- Sumatra, Indonesien**
- 8 Ketambe Research Station, Gunung Leuser NP.
 - 9 Bukit Lawang
 - 10 Lau Kawar
 - 11 Lake Toba
 - 12 Danau, Bawah
 - 13 4 km nordwestl. Perawang
 - 14 30 km südl. Padang
 - 15 2 km südl. Muarabungo
 - 16 ca. 30 km östl. Muaratebu
 - 17 Tandai Valley

- 18 ca. 30 km südl. Jambi

- 19 Bukit Pelawi
- 20 Hutan Lindung
- 21 Way Kambas
- 22 Kedaung

Mentawai-Inseln, Indonesien

- 23 Süd-Siberut

Natuna-Inseln (Indonesien)

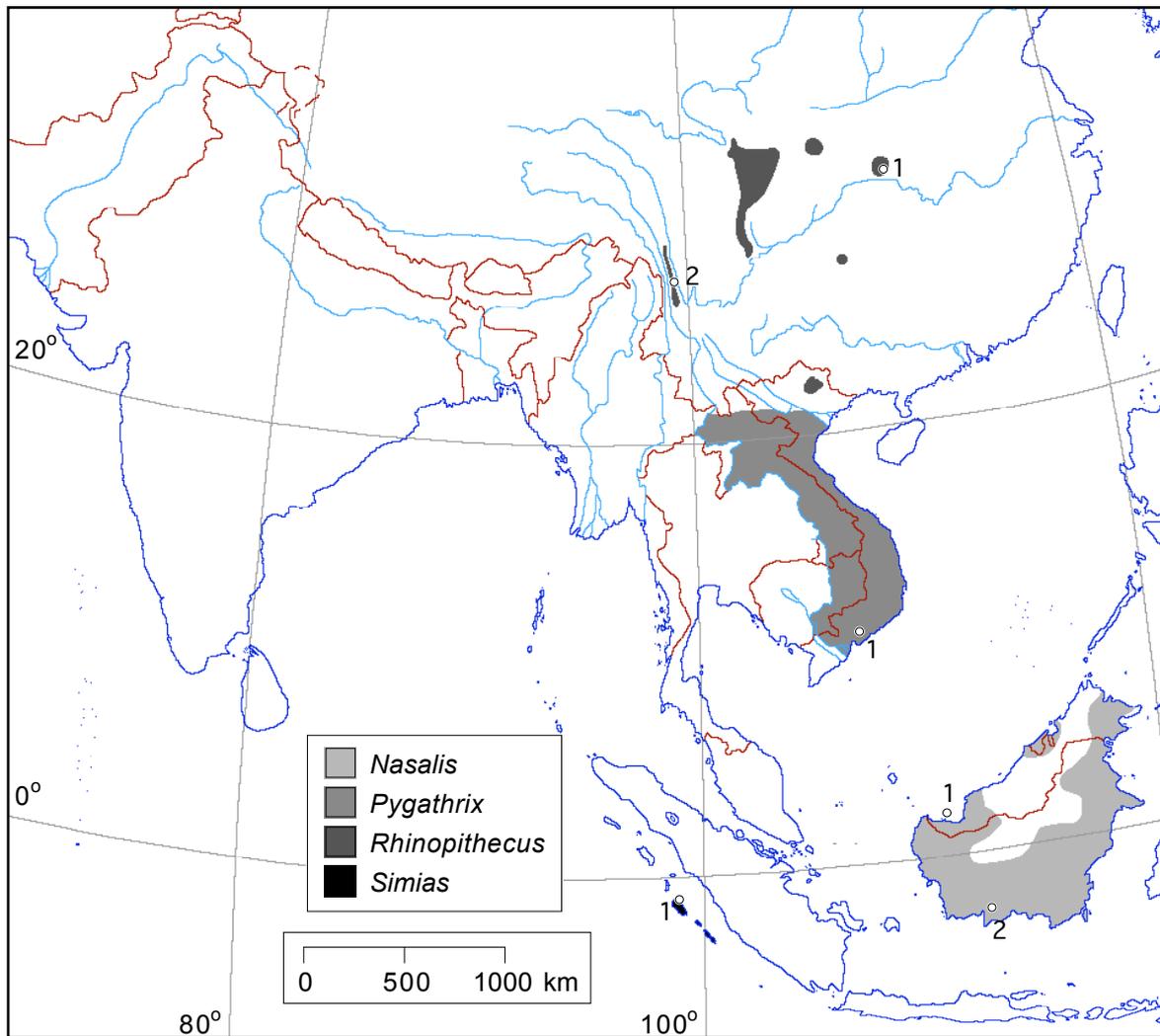
- 25-27 Natuna: Semala, Bedung und Lintang

Borneo (Malaysia)

- 28 Sepilok, Sarawak
- 29 Tabin Wildlife Reserve, Sarawak
- 30-33 Batang Ai National Park, Sarawak: Nanga Rirung, Poun, Bukit Spantu und Telu Menak

Borneo (Indonesien)

- 34 Sungai Wain
- 35 Kepayang, Kalimantan

Anhang 7. Karte der Stichprobenlokalitäten der *odd-nosed*-Gruppe der Presbytini

Verbreitungskarte der Gattungen *Nasalis*, *Pygathrix*, *Rhinopithecus* und *Simias*

Nasalis

- 1 Bako National Park
- 2 Tanjung Puting

Pygathrix

- 1 Mt. Pantar, Di Linh, Lam Dong Prov., S-Vietnam

Rhinopithecus

- 1 Shennongjia National Natural Reserve, Hubei Province, China
- 2 Baimaxueshan NR, Yunnan Province, China

Anhang 8. Gazetteer

- Adam's Peak (ca. 6°50'N, 80°28'E), Sri Lanka
Ampang Impounding Reservoir (3°10'N, 101°47'E), near Kuala Lumpur, W-Malaysia
Anaimalai Sanctuary, Höhe 1200m, 76°E, 11°N, Tamil Nadu, S-Indien
Bac Kan province, siehe Kim Hy
Baimaxueshan Nature Reserve (28°29'N, 99°06'E), Deqin County, Yunnan, China
Bako Nationalpark (1°43'N, 110°28'E), Sarawak, O-Malaysia, NW-Borneo
Bali, siehe West-Bali-NP
Batang Ai, siehe Telu Menak, oder Poun, oder Nanga Rirung, oder Bukit Spantu
Batang Hari River, siehe Muaratebo
Bedung (04°01'14"N, 108°13'39"E), Bunguran, Natuna-Inseln
Berastagi, siehe Gunung Sibayak
Bohorok, siehe Bukit Lawang
Bukit Lawang NP, ca. 9 km NW von Bohorok (3°30'N, 98°12'E), N-Sumatra, Indonesien
Bukit Pelawi, südwestl. Baturaja (4°08'S, 104°10'E), S-Sumatra, Indonesien
Bukit Spantu (01°14,518-996'N, 112°05.500-769'E), Batang Ai NP, Sarawak, NW-Borneo, O-Malaysia
Bunguran, siehe Semala, oder Lintang, oder Bedung
Chitwan, siehe Ramnagar
Coimbatore, siehe Ostacamvad
Danau Bawah, lowlands, südl. von Siakinderapura (0°46'N, 102°04'E), Riau, Sumatra, Indonesien
Deqin County, siehe Baimaxueshan Nature Reserve
Dieng Plateau, siehe Linggo Asri
Genting Highlands, siehe Gunung Ulu Kali
Gunung Halimun (6°50'S, 106°33'E), W-Java, Indonesien
Gunung Kembang, 24km nordwestl. Lahat (3°48'S, 103°32'E), S-Sumatra, Indonesien
Gunung Leuser NP, siehe Ketambe
Gunung Pancar (6°35'S, 106°54'E), Java, Indonesien
Gunung Pantı (1°50'N, 103°54'E), Johore, W-Malaysia
Gunung Sibayak, nahe Berastagi (3°11'N, 98°31'E), N-Sumatra, Indonesien
Gunung Sinabung, siehe Lau Kawar
Gunung Tujuh, siehe Tandai Valley
Gunung Ulu Kali, Genting Highlands, Selangor (3°13'N, 101°19'E), W-Malaysia
Halimun, siehe Gunung Halimun
Hutan Lindung, (Nähe Lake Ranau), Strasse zw. Simpangsender und Muaradua, S-Sumatra, Indonesien
Jaipur, siehe Sariska Wildlife Reservate
Jambi, etwa 80 km südl. (Jambi: 1°36'S, 103°37'E), an der Strasse von Palembang nach Jambi, Sumatra, Indonesien
Jodhpur (vermutlich), NW-Indien
Kabanjahe, siehe Lau Kawar
Kaeng Krachan (Khaeng Krachang), Thailand
Kedah, siehe Pedu Lake
Kedaung (5°42'S, 105°10'E), östl. Sukojoyo, südl. Pringsewu, S-Sumatra, Indonesien
Kembang, siehe Gunung Kembang
Kepayang (01°19'25"S, 110°14'04"E), Kalimantan, O-Malaysia, W-Borneo

Ketambe Research Station (3°41'N, 97°39'E), Gunung Leuser NP, N-Sumatra, Indonesien
Khaeng Krachang, siehe Kaeng Krachan
Khao Lommuak (11°47'N, 99°49'E), Praehuap, Khiri Khan, Thailand
Kim Hy, "Camp 2" (22°11'-22°12'N, 106°00'-106°01'E), Cout valley (Na Ri district, Bac Kan province), NO-Vietnam
Krau Game Reserve, siehe Kuala Lompat
Kuala Lompat (3°43'N, 102°17'E), Krau Game Reserve, W-Malaysia
Kuala Lumpur, siehe Ampang Impounding Reservoir
Lahat, siehe Gunung Kembang
Lake Ranau, siehe Hutan Lindung
Lake Toba, siehe Prapat
Lau Kawar, nördl. Kabanjahe und Gunung Sinabung (3°10'N, 98°24'E), N-Sumatra, Indonesien
Lawang, siehe Bukit Lawang
Lingga, siehe Pinang
Linggo Asri (7°06'S, 109°35'E), Dieng Plateau, Zentral-Java, Indonesien
Lingmethang, Buthan
Lintang (03°41'52"N, 108°14'54"E), Bunguran, Natuna-Inseln
Lumerau Forest Reserve, siehe Tabin Wildlife Reserve
Madhopur (24°38'N, 90°10'E), Bangladesch
Madhopur and Jodhpur (26°17'N, 112°05'E), Rajasthan, NW-Indien
Megamalai Peryar, S-Indien
Mentawai, siehe Paitan, oder Siberut, oder Sinakak, oder Simalegu
Mt Pantar, Di Linh, Lam Dong Provinz, S-Vietnam
Muarabungo, 2 km westl. (Muarabungo: 1°28'S, 102°07'E), Sumatra, Indonesien
Muaradua, siehe Hutan Lindung
Muaratebo, etwa 30 km östl. (Muaratebo: 1°30'S, 102°26'E), nördlich des Batang Hari River, Sumatra, Indonesien
Muda, siehe Pedu Lake
Mundathurai, S-Indien
Na Ri district, siehe Kim Hy
Nanga Rirung (01°19.036-195'N, 112°05.097-916'E), Batang Ai NP, Sarawak, O-Malaysia, NW-Borneo
Natuna, siehe Semala, oder Lintang, oder Bedung
Nee Soon Swamp forest (1°24'N, 103°49'), Singapore
Ostacamvad (= Udagamandalam), nördl. Coimbatore, S-Indien
Padang, 30 km südl., (Padang: 0°57'S, 100°21'E), Sumatra, Indonesien
Paitan, Siberut, Mentawai Ins., Indonesien
Palembang, siehe Jambi
Pancar, siehe Gunung Pancar
Panti, siehe Gunung Panti
Pasoh Forest Reserve (3°00'N, 102°20'E), Negri Sembilan, W-Malaysia
Pedu Lake, edge of (6°08'N, 100°53'E), nördl. Sungai Muda, Kedah, W-Malaysia
Pelawi, siehe Bukit Pelawi
Perawang, 4 km nordwestl. von (Perawang: 0°35'-40"N, 101°35'-40"N), "left bank of Siak River", Sumatra, Indonesien
Pinang (00°15'40"S 104°49'28"E), Lingga Insel
Pollunaruwa (ca. 7°55'N, 80°58'E), Sri Lanka
Poun, Batang Ai NP, Sarawak, O-Malaysia, NW-Borneo

Praehuap, siehe Khao Lommuak
Prapat, 15 km südl. (Prapat: 2°40'N, 98°56'E), Lake Toba, Sumatra, Indonesien
Pringsewu, siehe Kedaung
Rajasthan, siehe Sawai Madhopur, oder Ranthambhor
Ramnagar (27°44'N, 84°27'E), Chitwan district, 150km südwestl. von Kathmandu, S-Nepal
Ranau, Lake, siehe Hutan Lindung
Ranthambhor, Rajasthan, NW-Indien
Réserve de Kalimantan, siehe Tanjung Puting
Réserve de La Lopé, Gabun
Riau, siehe Danau Bawah
S-Siberut, Mentawai Ins., Indonesien
Sariska Wildlife Resevate (27°20'N, 76°25'E), nördl. von Jaipur, Alwar district, NW-Indien
Sawai Madhopur (ca. 25°59'N, 76°25'E) district, Rajasthan, NW-Indien
Semala (03°53'23"N 108°04'28"E), Bunguran, Natuna-Inseln
Sepilok (5°53'N, 118°00'E), Sabah, N-Borneo, O-Malaysia
Shemgang (27.23°N, 90.65°E), Buthan
Shennongjia National Natural Reserve (110°03'-110°34'E, 31°21'-31°27'N), Hubei Provinz, China
Siak River, siehe Perawang
Siakinderapura, siehe Danau Bawah
Sibayak, siehe Gunung Sibayak
Siberut, siehe Paitan
Simalegu Insel, bei South Pagai, Mentawai-Inseln, Indonesien
Simpangsender, siehe Hutan Lindung
Sinakak Insel, bei South Pagai, Mentawai-Inseln, Indonesien
Singapore, siehe Nee Soon Swamp forest
Spantu, siehe Bukit Spantu
Sukojayo, siehe Kedaung
Sungai Dal (vermutlich), W-Malaysia
Sungai Muda, siehe Pedu Lake
Sungai Wain, SW-Kalimantan, SW-Borneo, Indonesien
Tabin Wildlife Reserve (5°18'N, 118°44'E), O-Sabah, Borneo, O-Malaysia
Tamil Nadu, siehe Anaimalai Sanctuary
Tandai Valley, südl. Gunung Tujuh (1°41'S, 101°26'E), Sumatra, Indonesien
Tanjung Puting (Réserve de Kalimantan), Kalimantan, SW-Borneo
Telu Menak, Batang Ai NP, Sarawak, NW-Borneo, O-Malaysia
Toba, siehe Prapat
Udagamandalam, siehe Ostacamvad
Ulu Kali, siehe Gunung Ulu Kali
Way Kambas (5°02'S, 105°52'E), S-Sumatra, Indonesien
West-Bali-NP (08°06'56"-08°07'21" S, 114°30'05"-114°30'28"), Indonesien

Anhang 9. Definition der Variablen

Nr.	Variable	1	Definition
Häufigster <i>loud call</i>			
1	Dauer des Rufes	s	Gemessen vom Beginn des ersten Lautes bis zum Ende des letzten Lautes
2	Anzahl der hörbaren Exhalationslaute	o.E.	Gezählte Anzahl der hörbaren Exhalationslaute
3	Grunzlaute	o.E.	Vorhandensein oder Fehlen von Grunzlauten
4	Heullaute	o.E.	Vorhandensein oder Fehlen von Heullaute
5	Frequenzverlauf über den <i>loud call</i>		Über den <i>loud call</i> hinweg kann die Hauptenergie in ihrer Frequenz von Anfang bis Ende einen charakteristischen Verlauf (Anstieg, Abstieg, An- und Abstieg oder Konstanz) zeigen
<i>loud call sensu strictu</i>			
6	Purrs	o.E.	Vorhandensein oder Fehlen von Purrs
7	Tschicks	o.E.	Vorhandensein oder Fehlen von Tschicks
8	Grunzlaute	o.E.	Vorhandensein oder Fehlen von Grunzlauten
9	Heullaute	o.E.	Vorhandensein oder Fehlen von Heullaute
10	Tempoverlauf im <i>loud call</i>	o.E.	Das Tempo eines <i>loud calls</i> kann im Verlauf konstant sein (keine wesentliche Veränderung der Länge der Laute oder Intervalle), eine Beschleunigung (durch Verkürzung der Laute oder der Zeitintervalle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Lauten) oder eine Verlangsamung (durch Verlängerung der Laute oder der Zeitintervalle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Lauten) erfahren. <i>Loud calls</i> mit Beschleunigung und Verlangsamung und <i>loud calls</i> , in deren Verlauf es zu einer nicht eindeutig als Beschleunigung oder Verlangsamung zu identifizierenden Veränderung von Laut- oder Intervalllänge kommt, werden zudem getrennt kodiert.
Bellteil³			
11	Exhalationslaute / Sekunde	o.E.	Errechnet aus der Anzahl der Exhalationslaute geteilt durch die Dauer des Rufes
12	Erstes Exhalationsintervall	s	Gemessen vom Beginn des ersten Exhalationslautes bis zum Beginn des darauf folgenden Exhalationslautes
13	Mittleres Exhalationsintervall	s	Gemessen vom Beginn des mittleren ² Exhalationslautes bis zum Beginn des darauf folgenden Exhalationslautes
14	Letztes Exhalationsintervall	s	Gemessen vom Beginn des vorletzten bis zum Beginn des letzten Exhalationslautes
15	Erstes Exhalationsintervall / letztes Exhalationsintervall	o.E.	Berechnet aus der Dauer des ersten Exhalationsintervalls (im Bellteil ³) durch die Dauer des letzten Exhalationsintervalls (im Bellteil ³)

Anhang 9. (Fortsetzung)

Nr.	Variable		Definition
16	Erstes Inhalations- Exhalationsintervall	s	Gemessen vom Beginn des ersten Inhalationslautes bis zum Beginn des ersten Exhalationslautes
17	Erstes Exhalations-Inhalationsintervall	s	Gemessen vom Beginn des ersten Exhalationslautes bis zum Beginn des ersten Inhalationslautes
18	Letztes Inhalations-Exhalationsintervall	s	Gemessen vom Beginn des letzten vor einem Exhalation liegenden Inhalationslautes bis zum Beginn des darauf folgenden Exhalationslautes
19	Erstes/Letztes Inhalations-Exhalationsintervall	o.E.	Errechnet aus dem ersten Inhalations-Exhalationsintervall geteilt durch das letzte Inhalations-Exhalationsintervall
20	Erstes Inhalations-Exhalations-Intervall / Erstes Exhalations-Inhalationsintervall	o.E.	Errechnet aus dem ersten Inhalations-Exhalationsintervall geteilt durch das erste Exhalations-Inhalationsintervall
21	Lage der Hauptenergie im ersten Exhalationslaut	Hz	Gemessen vom Beginn des Ersten Exhalationslautes bis zu seinem Ende (über den im Sonogramm geschwärzten Bereich)
22	Lage der Hauptenergie im mittleren ² Exhalationslaut	Hz	Gemessen vom Beginn des mittleren ² Exhalationslautes bis zu seinem Ende (über den im Sonogramm geschwärzten Bereich)
23	Lage der Hauptenergie im letzten Exhalationslaut	Hz	Gemessen vom Beginn des Letzten Exhalationslautes bis zu seinem Ende (über den im Sonogramm geschwärzten Bereich)
24	Pulsierung des Exhalationslautes	o.E.	Eine zeitliche Pulsierung in der Amplitude eines Exhalationslautes, die sich an einer periodisch zu- und abnehmenden Schwärzung im Sonogramm erkennen lässt
25	Typ des Anfangslautes	o.E.	Bei der Exhalation oder Inhalation erzeugt
26	Art der Einleitungsinhalation	o.E.	Wenn der <i>loud call</i> mit einem Inhalationslaut beginnt, kann dieser verglichen mit dem folgenden Laut entweder relativ laut, oder eher leise sein
27	Verhältnis Anzahl der Ex- und Inhalationslaute	o.E.	Wenn Inhalationslaute vorhanden, kann ihre Anzahl in etwa der Anzahl von Exhalationslauten entsprechen, oder wesentlich niedriger liegen
28	Prominenz der Inhalationslaute	o.E.	Wenn vorhanden, können die Inhalationslaute (mit Ausnahme des ersten) verglichen mit den Exhalationslauten entweder relativ laut, oder sehr leise sein
29	Lage des in der Frequenz am stärksten abfallenden Grunz-(Exhalations-)lautes	o.E.	Wenn innerhalb eines der Grunzlaute eine wesentlich stärkeren Frequenzabfall in der Lage der Hauptenergie auftritt, als in den anderen, wird nach Lage dieses Grunzlautes kodiert
30	Verlauf der Lautstärke im Bellteil ³	o.E.	Im Bellteil ³ kann die Lautstärke relativ konstant bleiben, oder schwanken
31	Tonalitätsverhältnis von Exhalationslaut zu Inhalationslaut	o.E.	Die Inhalationen können sich von den Exhalationen im Grad ihrer Geräuschhaftigkeit unterscheiden, oder etwa gleich geräuschhaft sein
32	Verlauf der Dauer der Inhalationslaute	o.E.	Wenn Inhalationslaute im Bellteil ³ vorhanden sind, kann ihre Dauer in dessen Verlauf konstant bleiben, kürzer oder länger werden

Anhang 9. (Fortsetzung)

Nr.	Variable		Definition
Heulteil			
33	Dauer des letzten Exhalationsintervalls	s	Gemessen von Beginn des vorletzten Exhalationslautes bis zum Beginn der Letzten Exhalationslautes
34	Art der nur aus Heullauten bestehenden <i>loud calls</i>	o.E.	Wenn nur aus Heullauten bestehende Rufe vorkommen, kann es sich bei diesen entweder um lange, komplexe Serien, oder um kurze Serien, bzw. Einzellaute handeln
35	Relative Häufigkeit von biphasischen Heullauten		Die relative Häufigkeit mit der die Heullaute biphasisch geäußert werden
36	Lage der Hauptenergie in den Heullauten	Hz	Gemessen vom Beginn des Ersten Exhalationslautes bis zu seinem Ende (über den im Sonogramm geschwärzten Bereich)
Allgemein			
37	Kombination Tschick-Grunzlaut	o.E.	Vorhandensein oder Fehlen einer Kombination von Tschicks und darauf folgenden Grunzlauten
38	Kombination Grunzlaut–Heullaut	o.E.	Vorhandensein oder Fehlen einer Kombination von Grunzlauten und darauf folgenden Heullauten
39	<i>bray</i> -Rufe	o.E.	Vorhandensein oder Fehlen von <i>bray</i> -Rufen
40	Art der <i>bray</i> -Rufe	o.E.	Wenn <i>bray</i> -Serien vorhanden sind, können sich die Einzellaute entweder in ihrer Tonhöhe hörbar voneinander unterscheiden (Polytonalität), oder nicht (Monotonalität)

¹ Abkürzungen: o.E. = ohne Einheit, Hz = Herz, s = Sekunden; Nr. = Nummer des Merkmals in der Datenmatrix

² Numerisch; bei Rufen mit gerader Anzahl von Exhalationslauten wird der erste von den beiden in der Mitte liegenden Exhalationslauten als der mittlere Definiert

³ Als Bellteil ist der Teil eines Rufes definiert, in dem die Exhalationslaute geräuschhaften Charakter aufweisen, also in Form von Tschicks (inklusive Purrs) und Grunzlauten auftreten. Die Grunzheullaute der Untergattung *Kasi* wurden dabei unberücksichtigt gelassen, da bei diesen keine klare Trennung zwischen geräuschhaften und tonalen Lauten möglich ist.

Anhang 10. Merkmalskodierung

Nr.	Variable	Definition
Häufigster <i>loud call</i>		
1	Dauer des Rufes	0 = 0-0.35 s, 1 = >0.35-1.5 s, 2 = >1.5 s
2	Anzahl der hörbaren Exhalationslaute	0 = 0-1.5, 1 = 1>.5-3, 2 = >3-7, 3 = >7
3	Grunzlaute	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
4	Heullaute	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
5	Frequenzverlauf über den <i>loud call</i>	0 = abfallend, 1= konstant, 2= ansteigend, 3= nicht vorhanden
<i>loud call sensu strictu</i>		
6	Purrs	0 = nicht vorhanden, 1 = moderat, 2 = deutlich
7	Tschicks	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
8	Grunzlaute	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
9	Heullaute	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
10	Tempoverlauf im <i>loud call</i>	0 = konstant, 1= beschleunigt, 2 = verlangsamt, 3 = beschleunigt + verlangsamt, 4= unregelmässig, 5 = nicht vorhanden
Bellteil³		
11	Exhalationslaute / Sekunde	0 = 0-5.4, 1 = 5.41-9.6, 2 = >9.6
12	Erstes Exhalationsintervall	0 = 0-0.05, 1 = >0.05-0.12, 2 = >0.12-0.23, 3 = >0.23-0.3, 4 = >0.3, 5 = nicht vorhanden
13	Mittleres Exhalationsintervall	0 = 0-0.18, 1 = >0.18-0.26, 2 = >0.26, 3 = nicht vorhanden
14	Letztes Exhalationsintervall	0 = 0-0.24, 1 = >0.24
15	Erstes Exhalationsintervall / letztes Exhalationsintervall	0 = 0-0.41, 1 = >0.41-0.8, 2 = >0.8
16	Erstes Inhalations-Exhalationsintervall	0 = 0-0.12, 1 = >0.12-0.25, 2 = >0.25, 3 = nicht vorhanden
17	Erstes Exhalations-Inhalationsintervall	0 = 0-0.16, 1 = >0.16-0.25, 2 = >0.25, 3 = nicht vorhanden
18	Letztes Inhalations-Exhalationsintervall	0 = 0-0.135, 1 = >0.135, 2 = nicht vorhanden
19	Erstes / Letztes Inhalations-Exhalationsintervall	0 = 0-1.15, 1 = >1.15, 2 = nicht vorhanden
20	Erstes Inhalations-Exhalations-Intervall / Erstes Exhalations-Inhalationsintervall	0 = Inhal.>Exhal. (0-0.525), 1 = Inhal.<Exhal. (>0.525), 2 = nicht vorhanden
21	Lage der Hauptenergie im ersten Exhalationslaut	0 = 0-820 Hz, 1 = >82-1630 Hz, 2 = >1630 Hz
22	Lage der Hauptenergie im mittleren Exhalationslaut	0 = 0-1100 Hz, 1 = >1100-2100 Hz, 2 = >2100 Hz
23	Lage der Hauptenergie im letzten Exhalationslaut	0 = 0-1250 Hz, 1 = >1250-2100 Hz, 2 = >2100-2600 Hz, 3 = >2600 Hz
24	Pulsierung des Exhalationslautes	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
25	Typ des Anfangslautes	0 = Inhalation, 1 = Exhalation
26	Art der Einleitungsinhalation	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden

Anhang 10. (Fortsetzung)

Nr.	Variable	Definition
27	Verhältnis Anzahl der Ex- und Inhalationslaute	0 = etwa gleich viele Ex- und Inhalationen, 1 = wesentlich mehr Ex- als Inhalationen, 2 = nur Exhalationen
28	Prominenz der Inhalationslaute	0 = prominent, 1 = sehr leise, 2 = nicht vorhanden
29	Lage des in der Frequenz am stärksten abfallenden Grunz-(Exhalations-)lautes	0 = nicht vorhanden, 1 = 1. Laut, 2 = später, 3 = nicht anwendbar
30	Verlauf der Lautstärke im Bellteil	0 = deutlich abfallend, 1 = konstant oder leicht abf., 2 = schwach ansteigend, 3 = stärker ansteigend, 4 = ansteigend und abfallend, 5 = nicht vorhanden
31	Tonalitätsverhältnis von Exhalationslaut zu Inhalationslaut	0 = Inhalation geräuschhafter als Exhalation, 1 = ± ausgewogen, 2 = Inhalation tonaler als Exhalation, 3 = nicht vorhanden
32	Verlauf der Dauer der Inhalationslaute	0 = länger werdend, 1 = konstant oder kürzer werdend, 2 = keine Inhalationslaute vorhanden
Heulteil		
33	Dauer des letzten Exhalationsintervalls	0 = kurz (0-0,325), 1 = mittel (0,3251-0,7), 2 = lang (>0,71), 3 = nicht anwendbar
34	Art der nur aus Heullauten bestehenden <i>loud calls</i>	0 = nicht vorhanden, 1 = einzelne Heullaute oder kurze Serien, 2 = lange komplexe Serien
35	Relative Häufigkeit von biphasischen Heullauten	0 = nicht vorhanden, 1 = selten, 2 = üblich
36	Lage der Hauptenergie in den Heullauten	0 = <470 Hz, 1 = ≥470 Hz, 2 = nicht anwendbar
Allgemein		
37	Kombination Tschick-Grunzlaut	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
38	Kombination Grunzlaut-Heullaut	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
39	<i>bray</i> -Rufe	0 = nicht vorhanden, 1 = vorhanden
40	Art der <i>bray</i> -Rufe	0 = monotonal, 1 = polytonal, 2 = nicht anwendbar

Anhang 11. Poolen der Tonaufnahmen für verschiedenen Analysegänge

Tonaufnahmen	Ungepoolte Stichproben	1. Poolvorgang	2. Poolvorgang
<i>Presbytis</i>			
<i>P. comata</i>			
Gunung Pancar, Java	<i>P. comata comata</i>	<i>P. comata comata</i>	<i>P. comata</i>
<i>P. comata fredericae</i>			
Linggo Asri, Dieng Plateau, Java	<i>P. comata fredericae</i>	<i>P. comata fredericae</i>	
<i>P. femoralis femoralis</i>			
Gunung Panti, Johore, W.Malaysia	<i>P. femoralis femoralis 1</i>	<i>P. femoralis femoralis</i>	<i>P. femoralis</i>
Nee Soon, Singapore	<i>P. femoralis femoralis 2</i>		
<i>P. femoralis natunae</i>			
Semala, Bunguran, Natuna	<i>P. femoralis natunae 1</i>	<i>P. femoralis natunae 1</i>	<i>P. femoralis natunae</i>
Bedung, Bunguran, Natuna			
Lintang, Bunguran, Natuna			
Ragunan Zoo, Jakarta, Java	<i>P. femoralis natunae 2</i>	<i>P. femoralis natunae 2</i>	
<i>P. femoralis percura</i>			
Danau Bawah, Sumatra	<i>P. femoralis percura</i>	<i>P. femoralis percura</i>	<i>P. femoralis percura</i>
4 km nordwestl. Perawang, Sumatra			
<i>P. femoralis robinsoni</i>			
vermutl. Sungai Dal, W-Malaysia	<i>P. femoralis robinsoni 1</i>	<i>P. femoralis robinsoni</i>	<i>P. femoralis robinsoni</i>
Pedu Lake, Kedah, W-Malaysia	<i>P. femoralis robinsoni 2</i>		
<i>P. frontata</i>			
Poun, Batang Ai NP, O-Malaysia	<i>P. frontata 1</i>	<i>P. frontata</i>	<i>P. frontata</i>
Nanga Rirung, Batang Ai NP, O-Malaysia			
Kepayang, West Kalimantan	<i>P. frontata 2</i>		
<i>P. melalophos melalophos</i>			
30 km südl. Padang, Sumatra	<i>P. melalophos melalophos 1</i>	<i>P. melalophos melalophos</i>	<i>P. melalophos mel.+bic.+nob</i>
Tandai Valley, Sumatra			
Yogyakarta Zoo, Java	<i>P. melalophos melalophos 2</i>		
<i>P. melalophos bicolor</i>			
30 km östl. Muaratebo, Sumatra	<i>P. melalophos bicolor</i>	<i>P. melalophos bicolor</i>	
<i>P. melalophos nobilis</i>			
2 km westl. Muarabungo, Sumatra	<i>P. melalophos nobilis 1</i>	<i>P. melalophos nobilis</i>	
Ragunan Zoo, Jakarta, Java	<i>P. melalophos nobilis 2</i>		
<i>P. melalophos mitrata</i>			
Way Kambas, S-Sumatra (B. van Balen)	<i>P. melalophos mitrata 1</i>	<i>P. melalophos mitrata</i>	<i>P. melalophos mitrata</i>
Way Kambas, S-Sumatra (T. Geissmann)			
Kedaung, S-Sumatra	<i>P. melalophos mitrata 2</i>		
Bukit Pelawi, S-Sumatra			
Hutan Lindung, S-Sumatra			
<i>P. melalophos mitrata (fluviatilis)</i>			
80 km südl. Jambi, Sumatra	<i>P. melalophos mitrata (fl)</i>	<i>P. melalophos mitrata (fl)</i>	<i>P. melalophos mitrata (fl)</i>
<i>P. melalophos sumatrana</i>			
Gunung Sibayak, N-Sumatra	<i>P. melalophos sumatrana</i>	<i>P. melalophos sumatrana</i>	<i>P. melalophos sumatrana</i>
Lau Kawar, N-Sumatra			

Anhang 11. (Fortsetzung)

Tonaufnahmen	Ungepoolte Stichproben	1. Poolvorgang	2. Poolvorgang
<i>P. potenziiani</i> Paitan, Siberut, Mentawai Ins. S-Siberut, Mentawai Ins.	<i>P. potenziiani</i>	<i>P. potenziiani</i>	<i>P. potenziiani</i>
<i>P. rubicunda rubicunda</i> Sungai Wain, SO-Borneo	<i>P. rubicunda rubicunda</i>	<i>P. rubicunda</i>	<i>P. rubicunda</i>
<i>P. rubicunda</i> ssp. Sepilok, Sabah, NO-Borneo	<i>P. rubicunda</i> ssp.		
<i>P. rubicunda ignita</i> Nanga Rirung, Batang Ai NP, NW-Borneo Bukit Spantu, Batang Ai NP, NW-Borneo Telu Menak, Batang Ai NP, NW-Borneo	<i>P. rubicunda ignita</i>		
<i>P. siamensis paenulata</i> 15 km südl. Prapat, Sumatra	<i>P. siamensis paenulata</i>	<i>P. siamensis paenulata</i>	<i>P. siamensis paenulata</i>
<i>P. siamensis siamensis</i> Kuala Lompat, Krau, W-Malaysia (D.J. Chivers) Kuala Lompat, Krau, W-Malaysia (C.M. Francis) Ampang, W-Malaysia (C.M. Francis) Pasoh Forest Reserve, W-Malaysia (C.M. Francis)	<i>P. siamensis siamensis</i> 1 <i>P. siamensis siamensis</i> 2	<i>P. siamensis siamensis</i>	<i>P. siamensis siamensis</i>
<i>P. thomasi</i> Bukit Lawang NP, N-Sumatra (P. Assink) Bukit Lawang NP, N-Sumatra (J. Vermeer)	<i>P. thomasi</i> 1	<i>P. thomasi</i>	<i>P. thomasi</i>
<i>P. thomasi (nubila)</i> Ketambe, N-Sumatra (P. Assink) Ketambe, N-Sumatra (S. Wich)	<i>P. thomasi</i> 2		
Trachypithecus			
<i>T. auratus auratus</i> West-Bali-NP Gunung Halimun, Java	<i>T. auratus auratus</i> 1 <i>T. auratus auratus</i> 2	<i>T. auratus auratus</i>	<i>T. auratus</i>
<i>T. auratus mauritius</i> Linggo Asri, Dieng, Java	<i>T. auratus mauritius</i>	<i>T. auratus mauritius</i>	
<i>T. cristatus</i> Bako NP, NW-Borneo (W. Fend) Bako NP, NW-Borneo (M. + M. Klum) Way Kambas, S-Sumatra Gunung Kembang, S-Sumatra Lingga Island	<i>T. cristatus</i> 1 <i>T. cristatus</i> 2 <i>T. cristatus</i> 3 <i>T. cristatus</i> 4	<i>T. cristatus</i> (Borneo) <i>T. cristatus</i> (Sumatra) <i>T. cristatus</i> (Lingga)	<i>T. cristatus</i>
<i>T. francoisi</i> Kim Hy, NO-Vietnam	<i>T. francoisi</i>	<i>T. francoisi</i>	<i>T. francoisi</i>
<i>T. geei</i> Shemgang, Buthan	<i>T. geei</i>	<i>T. geei</i>	<i>T. geei</i>
<i>T. hatinhensis</i> Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam	<i>T. hatinhensis</i>	<i>T. hatinhensis</i>	<i>T. hatinhensis</i>

Anhang 11. (Fortsetzung)

Tonaufnahmen	Ungepoolte Stichproben	1. Poolvorgang	2. Poolvorgang
<i>T. obscurus obscurus</i> Kuala Lompat, Krau, W-Malaysia (D.J. Chivers)	<i>T. obscurus obscurus</i> 1	<i>T. obscurus obscurus</i>	<i>T. obscurus</i>
Kuala Lompat, Krau, W-Malaysia (C. Hails)			
Kuala Lompat, Krau, W-Malaysia (C.M. Francis)			
Pasoh Forest Reserve, W-Malaysia	<i>T. obscurus obscurus</i> 2		
Gunung Ulu Kali, Genting Highlands, Selangor, W-Malaysia			
vermutl. Sungai Dal, W-Malaysia (P. Gittins)	<i>T. obscurus obscurus</i> 3		
<i>T. obscurus flavicauda</i> Khao Lommuak, Thailand	<i>T. obscurus flavicauda</i>	<i>T. obscurus flavicauda</i>	
Kaeng Krachan, Thailand	<i>T. obscurus flavicauda</i>		
<i>T. phayrei</i> Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam	<i>T. phayrei</i>	<i>T. phayrei</i>	<i>T. phayrei</i>
<i>T. pileatus</i> Lingmethang, Buthan	<i>T. pileatus</i>	<i>T. pileatus</i>	<i>T. pileatus</i>
Madhopur, Bangladesch			
<i>T. poliocephalus</i> unbekannte Lokalität (Zhang, 1999?) unbekannte Freiland-Lokalität, chines. Fernsehen Shanghai Zoo	<i>T. poliocephalus</i>	<i>T. poliocephalus</i>	<i>T. poliocephalus</i>
<i>T. (Kasi) johnii</i> Anaimalai Sanctuary, S-Indien (D. Farrow)	<i>T. johnii</i> 1	<i>T. johnii</i>	
Anaimalai Sanctuary, S-Indien (B. Bertram)			
Megamalai Peryar, S-Indien			
Ostacamvad, S-Indien			
Mundathurai, S-Indien	<i>T. johnii</i> 2		
<i>T. (Kasi) vetulus monticola</i> Adam's Peak, Sri Lanka	<i>T. vetulus monticola</i>	<i>T. vetulus</i>	<i>T. vetulus</i>
<i>T. (Kasi) vetulus philbricki</i> Pollunaruwa, Sri Lanka	<i>T. vetulus philbricki</i>		
Semnopithecus			
<i>S. entellus</i> Madhopur und Jodhpur, NW-Indien	<i>S. entellus</i> 1	<i>S. entellus</i>	<i>S. entellus</i>
Sawai Madhopur, NW-Indien			
vermutl. Jodhpur (Nightingale & Britton, 1993)			
Jodhpur (Lemmon & Chapman, 2000)			
unbekannte Freilandlokalität	<i>S. entellus</i> 2		
Sariska Wildlife Reservate, NW-Indien			
Ranthambhor, Rajasthan, NW-Indien			
<i>S. hector</i> Ramnagar, S-Nepal	<i>S. hector</i>	<i>S. hector</i>	<i>S. hector</i>
<i>S. hypoleucos</i> Mundathurai, S-Indien	<i>S. hypoleucos</i>	<i>S. hypoleucos</i>	<i>S. hypoleucos</i>

Anhang 11. (Fortsetzung)

Tonaufnahmen	Ungepoolte Stichproben	1. Poolvorgang	2. Poolvorgang
<i>Pygathrix</i>			
<i>P. cinereus</i>			
Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam (T. Nadler)	<i>P. cinereus</i>	<i>P. cinereus</i>	<i>Pygathrix</i>
Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam (T. Geissmann), Tier 1			
Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam (T. Geissmann), Tier 2			
<i>P. nemaeus</i>			
Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam	<i>P. nemaeus</i>	<i>P. nemaeus</i>	
<i>P. nigripes</i>			
Mt Pantar, S-Vietnam	<i>P. nigripes</i>	<i>P. nigripes</i>	
Cuc Phuong EPRC, N-Vietnam			
<i>Rhinopithecus</i>			
<i>R. bieti</i>			
Baimaxueshan NR, China	<i>R. bieti</i>	<i>R. bieti</i>	<i>Rhinopithecus</i>
Kunming Institute of Zoology, China			
<i>R. roxellanae</i>			
Shennongjia NR, Hubei, China	<i>R. roxellanae</i>	<i>R. roxellanae</i>	
<i>Simias</i>			
<i>S. concolor</i>			
Pagai und Siberut Inseln, Indonesien	<i>S. concolor</i>	<i>S. concolor</i>	<i>S. concolor</i>
<i>Nasalis</i>			
<i>N. larvatus</i>			
Bako Nationalpark, NW-Borneo	<i>Nasalis larvatus</i>	<i>Nasalis larvatus</i>	<i>Nasalis larvatus</i>
Tanjung Puting, NW-Borneo			
<i>Colobus satanas</i>			
Réserve de La Lopé, Gabun	<i>Colobus satanas</i>	<i>Colobus satanas</i>	<i>Colobus satanas</i>

Anhang 12. Datenmatrix, ungepoolte Version (64 Stichproben, 45 Taxa)

Character Nr.:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Presbytis hosei</i>	2	3	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1
<i>P. siamensis siamensis</i> 1	1	3	0	0	2	2	1	0	0	2	2	0
<i>P. siamensis siamensis</i> 2	1	3	0	0	2	2	1	0	0	2	2	0
<i>P. siamensis paenulata</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	0	2
<i>P. femoralis robinsoni</i> 1	1	3	0	0	2	2	1	0	0	2	2	0
<i>P. femoralis robinsoni</i> 2	1	3	0	0	2	2	1	0	0	2	2	0
<i>P. femoralis percura</i>	1	2	0	0	2	1	1	0	0	2	2	1
<i>P. femoralis natunae</i>	1	2	0	0	2	1	1	0	0	2	2	1
<i>P. femoralis natunae</i>	1	2	0	0	2	1	1	0	0	2	1	1
<i>P. femoralis femoralis</i> 1	0	2	0	0	2	1	1	0	0	2	2	1
<i>P. femoralis femoralis</i> 2	0	2	0	0	2	1	1	0	0	2	2	1
<i>P. melalophos sumatrana</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	0	2
<i>P. melalophos bicolor</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. melalophos mela.</i> 1	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. melalophos mela.</i> 2	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. melalophos nobilis</i> 1	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. melalophos nobilis</i> 2	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. melalophos mitrata</i> 1	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. melalophos mitrata</i> 2	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. melalophos mitrata</i> 3	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. comata comata</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	2	1
<i>P. comata fredericae</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	2	1
<i>P. potenziანი</i>	2	3	1	1	1	0	0	1	1	2	0	3
<i>P. thomasi thomasi</i>	2	3	1	1	1	0	1	1	1	2	1	1
<i>P. thomasi thomasi</i> (nub.)	2	3	1	1	1	0	1	1	1	2	1	1
<i>P. rubicunda rubicunda</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. rubicunda</i> ssp.	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. rubicunda ignita</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. frontata</i> 1	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	0	2
<i>P. frontata</i> 2	?	3	0	0	2	0	1	0	0	2	?	2
<i>Trachypithecus obscurus obscurus</i> 1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	?	0	3
<i>T. obscurus obscurus</i> 2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	?	0	3
<i>T. obscurus obscurus</i> 3	1	1	1	0	0	0	0	0	1	?	0	3
<i>T. obscurus flavicauda</i> 1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	2
<i>T. obscurus flavicauda</i> 2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	?	0	2
<i>T. cristatus cristatus</i> 1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	?	0	4
<i>T. cristatus cristatus</i> 2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	?	0	4
<i>T. cristatus cristatus</i> 3	1	0	1	0	0	0	0	0	1	?	0	4
<i>T. cristatus cristatus</i> 4	0	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	?
<i>T. auratus auratus</i> 1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	4	0	2
<i>T. auratus auratus</i> 2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	?	0	2
<i>T. auratus mauritius</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	?	0	2
<i>T. crepusculus</i>	0	0	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?
<i>T. hatinhensis</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	4
<i>T. francoisi</i>	2	2	1	0	0	0	0	?	?	?	0	4
<i>T. poliocephalus</i>	2	3	1	0	0	0	0	0	1	?	0	4
<i>T. geei</i>	1	2	1	0	1	0	0	?	1	?	1	2
<i>T. pileatus</i>	0	0	1	0	1	0	0	?	?	?	2	2
<i>T. vetulus monticola</i>	2	2	1	1	1	0	0	0	1	3	0	4
<i>T. vetulus philbrickii</i>	2	2	1	1	1	0	0	0	1	3	?	3
<i>T. johnii</i> 1	2	2	1	1	1	0	0	0	1	3	?	3
<i>T. johnii</i> 2	2	2	1	1	1	0	0	0	1	3	1	3
<i>Semnopithecus entellus</i> 1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	4	0	3
<i>S. entellus</i> 2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	4	0	4
<i>S. hypoleucos</i>	2	1	0	1	1	0	0	0	1	4	?	?
<i>S. hector</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	1	4	?	?
<i>Pygathrix cinereus</i>	0	1	1	0	2	0	0	1	0	0	2	1
<i>P. nemaus</i>	0	1	1	0	2	0	0	1	0	0	2	1
<i>P. nigripes</i>	0	1	1	0	2	0	0	1	0	0	2	1
<i>Rhinopithecus roxellana</i>	0	0	1	0	3	0	0	1	0	5	?	?
<i>R. bieti</i>	0	0	1	0	3	0	0	1	0	5	?	?
<i>Nasalis larvatus</i>	0	0	1	0	0/1	0	0	1	0	?	0	4
<i>Simias concolor</i>	2	3	1	0	1	0	0	1	0	2	0	4
<i>Colobus satanas</i>	2	3	1	0	1	0	0	1	0	3	0	4

Anhang 12. (Fortsetzung)

Character Nr.:	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Presbytis hosei</i>	0	0	2	3	3	2	2	2	1	0	0	0
<i>P. siamensis siamensis</i> 1	0	0	1	3	3	2	2	2	0	0	1	0
<i>P. siamensis siamensis</i> 2	0	0	1	3	3	2	2	2	0	1	1	0
<i>P. siamensis paenulata</i>	1	1	1	3	3	2	2	2	1	1	1	0
<i>P. femoralis robinsoni</i> 1	0	0	1	3	3	2	2	2	0	0	1	0
<i>P. femoralis robinsoni</i> 2	0	0	1	3	3	2	2	2	0	1	1	0
<i>P. femoralis percura</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	0	0	0	0
<i>P. femoralis natunae</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	0	1	1	0
<i>P. femoralis natunae</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	0	1	1	0
<i>P. femoralis femoralis</i> 1	0	0	2	3	3	2	2	2	0	0	0	0
<i>P. femoralis femoralis</i> 2	0	0	2	3	3	2	2	2	0	0	0	0
<i>P. melalophos sumatrana</i>	1	1	1	3	3	2	2	2	1	1	1	0
<i>P. melalophos bicolor</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	2	2	3	0
<i>P. melalophos mela.</i> 1	0	0	1	3	3	2	2	2	2	2	3	0
<i>P. melalophos mela.</i> 2	0	0	1	3	3	2	2	2	2	1	3	0
<i>P. melalophos nobilis</i> 1	0	0	1	3	3	2	2	2	2	2	3	0
<i>P. melalophos nobilis</i> 2	0	0	1	3	3	2	2	2	2	2	3	0
<i>P. melalophos mitrata</i> 1	0	0	1	3	3	2	2	2	2	1	1	0
<i>P. melalophos mitrata</i> 2	0	0	1	3	3	2	2	2	2	1	2	0
<i>P. melalophos mitrata</i> 3	0	0	1	3	3	2	2	2	1	1	3	0
<i>P. comata comata</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	1	1	3	0
<i>P. comata fredericae</i>	0	0	2	3	3	2	2	2	2	2	3	0
<i>P. potenziანი</i>	2	1	1	?	?	?	?	1	1	1	1	0
<i>P. thomasi thomasi</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>P. thomasi thomasi (nub.)</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0
<i>P. rubicunda rubicunda</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	1	1	1	0
<i>P. rubicunda ssp.</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	1	1	2	0
<i>P. rubicunda ignita</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	1	1	3	0
<i>P. frontata</i> 1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>P. frontata</i> 2	1	1	1	?	?	?	?	2	0	1	1	0
<i>Trachypithecus obscurus obscurus</i> 1	3	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1
<i>T. obscurus obscurus</i> 2	3	?	?	1	1	0	1	1	1	0	0	1
<i>T. obscurus obscurus</i> 3	3	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>T. obscurus flavicauda</i> 1	3	?	?	1	0	0	1	1	1	?	0	1
<i>T. obscurus flavicauda</i> 2	3	?	?	1	0	0	1	1	1	?	0	1
<i>T. cristatus cristatus</i> 1	3	?	?	1	2	0	1	0	1	?	0	1
<i>T. cristatus cristatus</i> 2	3	?	?	1	2	0	1	0	1	?	0	1
<i>T. cristatus cristatus</i> 3	3	?	?	1	2	0	1	0	1	?	0	1
<i>T. cristatus cristatus</i> 4	3	?	?	0	?	?	?	2	0	?	?	1
<i>T. auratus auratus</i> 1	3	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>T. auratus auratus</i> 2	3	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>T. auratus mauritius</i>	3	0	2	1	0	0	1	1	2	1	1	1
<i>T. crepusculus</i>	?	?	?	1	0	?	?	1	1	?	?	1
<i>T. hatinhensis</i>	?	?	?	2	2	1	1	1	1	?	0	1
<i>T. francoisi</i>	2	1	2	?	?	?	?	2	1	0	0	1
<i>T. poliocephalus</i>	2	1	2	0	2	0	0	0	1	1	0	1
<i>T. geei</i>	0	0	2	?	?	?	?	2	1	1	1	1
<i>T. pileatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	1	?	0	1
<i>T. vetulus monticola</i>	1	?	?	1	0	1	1	1	2	0	0	0
<i>T. vetulus philbrickii</i>	?	?	?	1	0	?	?	2	2	?	?	0
<i>T. johnii</i> 1	?	?	?	0	0	?	?	2	2	?	?	0
<i>T. johnii</i> 2	?	?	?	0	0	?	?	2	2	?	0	0
<i>Semnopithecus entellus</i> 1	2	1	?	0	1	?	?	0	2	?	0	1
<i>S. entellus</i> 2	?	?	?	1	1	0	1	0	1	?	1	1
<i>S. hypoleucos</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	1
<i>S. hector</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	1
<i>Pygathrix cinereus</i>	0	0	2	3	3	2	2	2	0	0	0	0
<i>P. nemeus</i>	0	0	2	3	3	2	2	2	0	0	0	0
<i>P. nigripes</i>	?	0	2	3	3	2	2	2	0	0	0	0
<i>Rhinopithecus roxellana</i>	3	?	?	1	3	2	2	2	2	?	?	0
<i>R. bieti</i>	3	?	?	1	3	2	2	2	2	?	?	0
<i>Nasalis larvatus</i>	?	1	?	?	?	?	?	2	0/1	?	0	0
<i>Simias concolor</i>	2	1	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?
<i>Colobus satanas</i>	2	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	1

Anhang 12. (Fortsetzung)

Character Nr.:	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
<i>Presbytis hosei</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. siamensis siamensis</i> 1	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. siamensis siamensis</i> 2	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. siamensis paenulata</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. femoralis robinsoni</i> 1	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. femoralis robinsoni</i> 2	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. femoralis percura</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. femoralis natunae</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. femoralis natunae</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. femoralis femoralis</i> 1	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. femoralis femoralis</i> 2	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos sumatrana</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos bicolor</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos mela.</i> 1	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos mela.</i> 2	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos nobilis</i> 1	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos nobilis</i> 2	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos mitrata</i> 1	1	0	2	1	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos mitrata</i> 2	1	0	2	1	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos mitrata</i> 3	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. comata comata</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. comata fredericae</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. potenziანი</i>	1	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0	1
<i>P. thomasi thomasi</i>	1	0	1	0	0	3	2	0	0	0	0	1
<i>P. thomasi thomasi (nub.)</i>	1	0	1	0	0	3	2	0	0	0	0	1
<i>P. rubicunda rubicunda</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. rubicunda ssp.</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. rubicunda ignita</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. frontata</i> 1	1	0	2	1	0	4	3	0	3	0	0	2
<i>P. frontata</i> 2	1	0	2	?	0	4	?	?	3	0	0	2
<i>Trachypithecus obscurus obscurus</i> 1	0	1	0	0	2	1	0	1	3	1	?	1
<i>T. obscurus obscurus</i> 2	0	1	0	0	2	1	0	1	3	1	?	?
<i>T. obscurus obscurus</i> 3	0	1	0	0	2	1	0	1	3	1	?	?
<i>T. obscurus flavicauda</i> 1	0	1	0	0	2	1	0	1	3	1	?	?
<i>T. obscurus flavicauda</i> 2	0	1	0	0	2	1	0	1	3	1	?	?
<i>T. cristatus cristatus</i> 1	0	1	0	0	1	1	0	1	3	1	?	?
<i>T. cristatus cristatus</i> 2	0	1	0	0	1	1	0	1	3	1	?	?
<i>T. cristatus cristatus</i> 3	0	1	0	0	1/2	1	0	1	3	1	?	?
<i>T. cristatus cristatus</i> 4	0	?	0	0	?	?	?	1	3	1	?	?
<i>T. auratus auratus</i> 1	0	2	0	0	2	1	0	1	3	1	2	0
<i>T. auratus auratus</i> 2	0	2	0	0	2	1	0	1	3	1	?	?
<i>T. auratus mauritius</i>	0	1	0	0	2	1	0	1	3	1	?	?
<i>T. crepusculus</i>	0	2	0	0	?	?	?	1	3	?	?	?
<i>T. hatinhensis</i>	0	2	0	0	2	1	0	1	3	1	0	0
<i>T. francoisi</i>	0	?	0	0	2	1	?	1	3	1	?	?
<i>T. poliocephalus</i>	0	1	0	0	2	1	0	1	3	1	1	0
<i>T. geei</i>	1	0	1	1	0	1	?	2	3	1	?	?
<i>T. pileatus</i>	1	0	2	2	?	?	3	2	3	?	?	?
<i>T. vetulus monticola</i>	1	0	0	0	0	1	2	1	3	2	2	0
<i>T. vetulus philbrickii</i>	1	0	0	0	?	?	2	?	3	2	2	0
<i>T. johnii</i> 1	1	0	0	0	?	?	2	?	3	2	2	0
<i>T. johnii</i> 2	1	0	0	0	0	?	2	1	3	2	2	0
<i>Semnopithecus entellus</i> 1	0	1	0	0	2	1	0	1	3	1	2	0
<i>S. entellus</i> 2	0	1	0	0	1	1	0	1	3	1	2	0
<i>S. hypoleucos</i>	0	1	0	0	?	?	?	?	3	1	2	0
<i>S. hector</i>	0	1	0	0	?	?	?	?	3	1	2	0
<i>Pygathrix cinereus</i>	1	0	2	2	0	2	3	2	3	0	0	2
<i>P. nemeus</i>	1	0	2	2	0	2	3	2	3	0	0	2
<i>P. nigripes</i>	1	0	2	2	0	2	3	2	3	0	0	2
<i>Rhinopithecus roxellana</i>	0	1	0	0	3	5	3	2	3	0	0	2
<i>R. bieti</i>	0	1	0	0	3	5	3	2	3	0	0	2
<i>Nasalis larvatus</i>	1	0	1	2	3	1	?	?	3	0	0	2
<i>Simias concolor</i>	1	?	0	0	0	0	?	?	3	0	?	2
<i>Colobus satanas</i>	0	?	0	0	2	1	0	1	3	0	0	2

Anhang 12. (Fortsetzung)

Character Nr.:	37	38	39	40
<i>Presbytis hosei</i>	0	0	0	2
<i>P. siamensis siamensis</i> 1	0	0	0	2
<i>P. siamensis siamensis</i> 2	0	0	0	2
<i>P. siamensis paenulata</i>	0	0	0	2
<i>P. femoralis robinsoni</i> 1	0	0	0	2
<i>P. femoralis robinsoni</i> 2	0	0	0	2
<i>P. femoralis percura</i>	0	0	0	2
<i>P. femoralis natunae</i>	0	0	0	2
<i>P. femoralis natunae</i>	0	0	0	2
<i>P. femoralis femoralis</i> 1	0	0	0	2
<i>P. femoralis femoralis</i> 2	0	0	0	2
<i>P. melalophos sumatrana</i>	0	0	0	2
<i>P. melalophos bicolor</i>	0	0	0	2
<i>P. melalophos mela.</i> 1	0	0	0	2
<i>P. melalophos mela.</i> 2	0	0	0	2
<i>P. melalophos nobilis</i> 1	0	0	0	2
<i>P. melalophos nobilis</i> 2	0	0	0	2
<i>P. melalophos mitrata</i> 1	0	0	0	2
<i>P. melalophos mitrata</i> 2	0	0	0	2
<i>P. melalophos mitrata</i> 3	0	0	0	2
<i>P. comata comata</i>	0	0	0	2
<i>P. comata fredericae</i>	0	0	0	2
<i>P. potenzi</i>	0	1	0	2
<i>P. thomasi thomasi</i>	1	1	0	2
<i>P. thomasi thomasi (nub.)</i>	1	1	0	2
<i>P. rubicunda rubicunda</i>	0	0	0	2
<i>P. rubicunda ssp.</i>	0	0	0	2
<i>P. rubicunda ignita</i>	0	0	0	2
<i>P. frontata</i> 1	0	0	0	2
<i>P. frontata</i> 2	0	0	0	2
<i>Trachypithecus obscurus obscurus</i> 1	0	0	0	2
<i>T. obscurus obscurus</i> 2	0	0	0	2
<i>T. obscurus obscurus</i> 3	0	0	0	2
<i>T. obscurus flavicauda</i> 1	0	0	0	2
<i>T. obscurus flavicauda</i> 2	0	0	0	2
<i>T. cristatus cristatus</i> 1	0	0	0	2
<i>T. cristatus cristatus</i> 2	0	0	0	2
<i>T. cristatus cristatus</i> 3	0	0	0	2
<i>T. cristatus cristatus</i> 4	0	0	0	2
<i>T. auratus auratus</i> 1	0	0	0	2
<i>T. auratus auratus</i> 2	0	0	0	2
<i>T. auratus mauritius</i>	0	0	0	2
<i>T. crepusculus</i>	0	0	0	2
<i>T. hatinhensis</i>	0	0	0	2
<i>T. francoisi</i>	0	0	0	2
<i>T. poliocephalus</i>	0	0	0	2
<i>T. geei</i>	0	0	0	2
<i>T. pileatus</i>	0	0	0	2
<i>T. vetulus monticola</i>	0	1	0	2
<i>T. vetulus philbrickii</i>	0	1	0	2
<i>T. johnii</i> 1	0	1	0	2
<i>T. johnii</i> 2	0	1	0	2
<i>Semnopithecus entellus</i> 1	0	0	0	2
<i>S. entellus</i> 2	0	0	0	2
<i>S. hypoleucos</i>	0	0	0	2
<i>S. hector</i>	0	0	0	2
<i>Pygathrix cinereus</i>	0	0	1	1
<i>P. nemeus</i>	0	0	1	1
<i>P. nigripes</i>	0	0	1	1
<i>Rhinopithecus roxellana</i>	0	0	1	0
<i>R. bieti</i>	0	0	1	0
<i>Nasalis larvatus</i>	0	0	1	1
<i>Simias concolor</i>	0	0	0	2
<i>Colobus satanas</i>	0	0	0	2

Anhang 13. Datenmatrix, nach 1. Poolvorgang (46 Stichproben, 42 Taxa)

Nur veränderte Taxa sind gelistet

Character Nr.:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>P. siamensis siamensis</i>	1	3	0	0	2	2	1	0	0	2	2	0
<i>P. femoralis robinsoni</i>	1	3	0	0	2	2	1	0	0	2	2	0
<i>P. femoralis femoralis</i>	0	2	0	0	2	1	1	0	0	2	2	1
<i>P. melalophos mela.</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. melalophos nobilis</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. melalophos mitrata</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. thomasi</i>	2	3	1	1	1	0	1	1	1	2	1	1
<i>P. rubicunda</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>P. frontata</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	0	2
<i>T. obscurus obscurus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	?	0	3
<i>T. obscurus flavicauda</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	1	?	?	2
<i>T. cristatus 1+2 (Borneo)</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	?	0	4
<i>T. auratus auratus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	4	0	2
<i>T. vetulus</i>	2	2	1	1	1	0	0	0	1	3	0	4
<i>T. johnii</i>	2	2	1	1	1	0	0	0	1	3	1	3
<i>S. entellus</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	1	4	0	3/4

Character Nr.:	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>P. siamensis siamensis</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	0	0/1	1	0
<i>P. femoralis robinsoni</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	0	0/1	1	0
<i>P. femoralis femoralis</i>	0	0	2	3	3	2	2	2	0	0	0	0
<i>P. melalophos mela.</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	2	1/2	3	0
<i>P. melalophos nobilis</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	2	2	3	0
<i>P. melalophos mitrata</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	2	1	1/2	0
<i>P. thomasi</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0
<i>P. rubicunda</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	1	1	2	0
<i>P. frontata</i>	1	1	1	0	0	1	0	1/2	0	1	1	0
<i>T. obscurus obscurus</i>	3	1	1	1	1	0	1	1	0/1	0	0	1
<i>T. obscurus flavicauda</i>	3	?	?	1	0	0	1	1	1	?	0	1
<i>T. cristatus 1+2 (Borneo)</i>	3	?	?	1	2	0	1	0	1	?	0	1
<i>T. auratus auratus</i>	3	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>T. vetulus</i>	1	?	?	1	0	1	1	1/2	2	0	0	0
<i>T. johnii</i>	?	?	?	0	0	?	?	2	2	?	0	0
<i>S. entellus</i>	2	1	?	0/1	1	0	1	0	1/2	?	0/1	1

Character Nr.:	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
<i>P. siamensis siamensis</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. femoralis robinsoni</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. femoralis femoralis</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos mela.</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos nobilis</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos mitrata</i>	1	0	2	1	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. thomasi</i>	1	0	1	0	0	3	2	0	0	0	0	1
<i>P. rubicunda</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. frontata</i>	1	0	2	1	0	4	3	0	3	0	0	2
<i>T. obscurus obscurus</i>	0	1	0	0	2	1	0	1	3	1	?	1
<i>T. obscurus flavicauda</i>	0	1	0	0	2	1	0	1	3	1	?	?
<i>T. cristatus 1+2 (Borneo)</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	3	1	?	?
<i>T. auratus auratus</i>	0	2	0	0	2	1	0	1	3	1	2	0
<i>T. vetulus</i>	1	0	0	0	0	1	2	1	3	2	2	0
<i>T. johnii</i>	1	0	0	0	0	?	2	1	3	2	2	0
<i>S. entellus</i>	0	1	0	0	1/2	1	0	1	3	1	2	0

Anhang 13. (Fortsetzung)

Character Nr.:	37	38	39	40
<i>P. siamensis siamensis</i>	0	0	0	2
<i>P. femoralis robinsoni</i>	0	0	0	2
<i>P. femoralis femoralis</i>	0	0	0	2
<i>P. melalophos mela.</i>	0	0	0	2
<i>P. melalophos nobilis</i>	0	0	0	2
<i>P. melalophos mitrata</i>	0	0	0	2
<i>P. thomasi</i>	1	1	0	2
<i>P. rubicunda</i>	0	0	0	2
<i>P. frontata</i>	0	0	0	2
<i>T. obscurus obscurus</i>	0	0	0	2
<i>T. obscurus flavicauda</i>	0	0	0	2
<i>T. cristatus 1+2 (Borneo)</i>	0	0	0	2
<i>T. auratus auratus</i>	0	0	0	2
<i>T. vetulus</i>	0	1	0	2
<i>T. johnii</i>	0	1	0	2
<i>S. entellus</i>	0	0	0	2

Anhang 14. Datenmatrix, nach 2. Poolvorgang (36 Stichproben, 35 Taxa)

Nur veränderte Taxa sind gelistet

Character Nr.:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>P. femoralis natunae</i>	1	2	0	0	2	1	1	0	0	2	1/2	1
<i>P. melalophos mel. + bicolor + nobilis</i>	2	3	0	0	2	0	1	0	0	2	1	1
<i>T. obscurus</i>	1	0/1	1	0	0	0	0	0	1	?	0	2/3
<i>T. cristatus</i>	0/1	1	1	0	0	0	0	0	1	?	0	4
<i>T. auratus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	4	0	2
<i>Pygathrix spp.</i>	0	1	1	0	2	0	0	1	0	0	2	1
<i>Rhinopithecus spp.</i>	0	0	1	0	3	0	0	1	0	5	?	?

Character Nr.:	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>P. femoralis natunae</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	0	1	1	0
<i>P. melalophos mel. + bicolor + nobilis</i>	0	0	1	3	3	2	2	2	2	1/2	3	0
<i>T. obscurus</i>	3	1	1	1	1	0	1	1	0/1	0	0	1
<i>T. cristatus</i>	3	?	?	0/1	2	0	1	0	0/1	?	0	1
<i>T. auratus</i>	3	0	2	1	0	0	1	1	1	1	0/1	1
<i>Pygathrix spp.</i>	0	0	2	3	3	2	2	2	0	0	0	0
<i>Rhinopithecus spp.</i>	3	?	?	1	3	2	2	2	2	?	?	0

Character Nr.:	37	38	39	40	29	30	31	32	33	34	35	36
<i>P. femoralis natunae</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>P. melalophos mel. + bicolor + nobilis</i>	1	0	2	2	0	4	3	2	3	0	0	2
<i>T. obscurus</i>	0	1	0	0	2	1	0	1	3	1	?	1
<i>T. cristatus</i>	0	1	0	0	1/2	1	0	1	3	1	?	?
<i>T. auratus</i>	0	1/2	0	0	2	1	0	1	3	1	2	0
<i>Pygathrix spp.</i>	1	0	2	2	0	2	3	2	3	0	0	2
<i>Rhinopithecus spp.</i>	0	1	0	0	3	5	3	2	3	0	0	2

Character Nr.:	37	38	39	40
<i>P. femoralis natunae</i>	0	0	0	2
<i>P. melalophos mel. + bicolor + nobilis</i>	0	0	0	2
<i>T. obscurus</i>	0	0	0	2
<i>T. cristatus</i>	0	0	0	2
<i>T. auratus</i>	0	0	0	2
<i>Pygathrix spp.</i>	0	0	1	1
<i>Rhinopithecus spp.</i>	0	0	1	0

Ich versichere, daß ich die Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe.

Hannover, den 20.01.2003