

DIPLOMARBEIT

aus dem Anthropologischen Institut der Universität Zürich

(Direktor: Prof. Dr. med. J. Biegert)

FUNKTION DER GESANGLICHEN LAUTÄUSSERUNGEN DES
SIAMANGS, HYLOBATES SYNDACTYLUS (RAFFLES, 1821)

von

THOMAS GEISSMANN

Teufenthal

begutachtet von Dr. J. Lamprecht, Seewiesen,
Prof. Dr. H. Kummer und Prof. Dr. J. Biegert, Zürich.

Sommersemester 1984

FUNKTION DER GESANGLICHEN LAUTÄUSSERUNGEN DES
SIAMANGS, HYLOBATES SYNDACTYLUS (RAFFLES, 1821)

Thomas Geissmann
Raustrasse 487
CH-5723 Teufenthal

"...Most commonly squatted on his hams, with his long arms twined round him, and his head concealed between his legs, a position which he also occupies while sleeping, he is seldom roused from his lethargy, nor does he break silence, unless at intervals, to utter a disagreeable cry, which in sound approaches to that of a turkey-cock, but which appears to be of no sentiment, nor to declare any want, and which in fact expresses nothing..."

DUVAUCEL (1824, zit. in
YERKES & YERKES, 1929:64)



Siamang-Paar Na+Ga im Zoologischen Garten Zürich, 27.6.1981.

INHALT:

- 1 EINLEITUNG
- 2 MATERIAL, METHODEN UND RAHMENBEDINGUNGEN
 - 2.1 MATERIAL UND METHODEN
 - 2.2 TIERBESTAND
 - 2.3 RAUMLICHE VERHÄLTNISSE
 - 2.4 VERÄNDERUNGEN DER GRUPPENZUSAMMENSETZUNG
 - 2.5 DEFINITIONEN ZUR BIOAKUSTIK
 - 2.6 BESCHREIBUNG DER LAUTKLASSEN UND -TYPEN
 - 2.7 GESANGSAUFBAU
- 3 RESULTATE DER UMPAARUNGSVERSUCHE
 - 3.1 ALLGEMEINE BEOBACHTUNGEN ZU DEN NEUGEBILETEDEN PAAREN
 - 3.1.1 Paar Na+Vr
 - 3.1.2 Paar Bh+Ga
 - 3.2 DUETTvarianten
 - 3.2.1 Methoden und Definitionen
 - 3.2.2 Resultate 1: Umpaarung Na+Ga → Na+Vr
 - 3.2.3 Resultate 2: Umpaarung Na+Ga → Bh+Ga
 - 3.3 QUANTITATIVE DUETTPARAMETER
 - 3.3.1 Methoden und Definitionen
 - 3.3.2 Resultate 1: Umpaarung Na+Ga → Na+Vr
 - 3.3.3 Resultate 2: Umpaarung Na+Ga → Bh+Ga
 - 3.4 LAUTTYPEN DER ORGANIZING SEQUENCE
 - 3.4.1 Methoden und Definitionen
 - 3.4.2 Resultate
 - 3.5 SINGHÄUFIGKEIT UND -DAUER
 - 3.6 INTERAKTIONEN ZWISCHEN DEN GRUPPEN
- 4 DISKUSSION
- 5 ZUSAMMENFASSUNG
- 6 DANKSAGUNGEN
- 7 LITERATUR

1. EINLEITUNG

Siamangs sind über den grössten Teil von Sumatra und Malaya verbreitet. Wie die anderen Gibbonarten (*Hylobates spec.*) zeichnen sie sich unter den Primaten durch ihre extremen Anpassungen an die arboreale Lebensweise, ihre monogame Sozialstruktur und die exklusive Nutzniessung aktiv verteidigter Territorien aus (CARPENTER, 1940; CHIVERS, 1971, 1972, 1973, 1974; CHIVERS et al., 1975; ELLEFSON, 1969, 1974; GITTINS, 1980; KAPPELER, in press; KAWABE, 1970; McCLURE, 1964; TENAZA, 1975a; TILSON, 1981).

Bereits RAFFLES (1821:241), der die erste, wissenschaftliche Beschreibung der Art *Simia syndactyla* lieferte, waren die spektakulären Lautäusserungen der Siamangs aufgefallen ("This new species of gibbon is abundant in the forests near Bencoolen, where they are seen in large companies, making the woods echo with their loud and peculiar cry."). Diese Rufe der Siamangs, wie auch die der anderen Gibbonarten, weisen einen strophigen Aufbau auf (z.B. HAIMOFF, in press) und werden hier als Gesänge bezeichnet.

Die Siamang-Gesänge werden von beiden Paarpartnern gemeinsam vorgetragen, beide Tiere kombinieren dabei ihre Gesangsbeiträge nach relativ starren Gesetzmässigkeiten, so dass ein Duettgesang entsteht (CHIVERS, 1972, 1974, 1976; FOX, 1977; HAIMOFF, 1981, in press; LAMPRECHT, 1970; MARLER & TENAZA, 1977; MARSHALL & MARSHALL, 1976). Die Gesänge, an denen sich manchmal auch andere Mitglieder der Familiengruppe beteiligen, werden bevorzugt in den frühen Morgenstunden vorgetragen und scheinen oft Gesänge der

Nachbargruppen auszulösen (z.B. CHIVERS, 1974; McCLURE, 1964).

Bereits HAGEN (1890) beschrieb aus dem Gesang freilebender Siamangs in Sumatra periodisch sich wiederholende Gesangsabschnitte, in die die verschiedenen Familienmitglieder an bestimmten Stellen einsetzten. Diese Beobachtung wurde unter anderem von SELENKA & SELENKA (1925), ebenfalls im Freiland, und auch durch Gefangenschaftsbeobachtungen von SCHIRMEIER (zit. in WENDT, 1968:470) bestätigt.

WELCH (1911) und RÜHMEKORF (1963) lieferten systematischere Beschreibungen des Gesangsrepertoires einzeln gehaltener Siamangs.

LAMPRECHT (1970) beschrieb das für die Geschlechter unterschiedliche Lautrepertoire und untersuchte speziell einen im Gesang regelmässig wiederkehrenden Lautkomplex, den er als Duett erkannte. Es stellte sich heraus, dass der Gesangsverlauf im wesentlichen durch die geordnete Abfolge dieser Duettsequenz und zweier anderer Sequenzen charakterisiert war, die später von HAIMOFF (1981) eingehender untersucht und von ihm als 'introductory sequence' respektive 'organizing sequence' bezeichnet wurden, eine Terminologie, die hier der Einfachheit halber beibehalten werden soll. Das Phänomen des Duettsingens hat sich - wie bei den Vögeln (Übersicht z.B. bei FARABAUGH, 1982) - bei Primaten mehrmals konvergent entwickelt, und ist ausser von den meisten Gibbonarten (z.B. HAIMOFF, in press; MARLER & TENAZA, 1977; MARSHALL & MARSHALL, 1976; TEMBROCK, 1974) auch bekannt von Vertretern von taxonomisch so weit auseinanderliegenden Gruppen wie den Lemuren (*Varecia variegata*; KLOPFER, 1977:848), den Koboldmakis (*Tarsius spectrum*;

MacKINNON & MacKINNON, 1980:372ff), den Krallenäffchen (*Leontopithecus rosalia*; GREEN, 1977, zit. in GOULD, 1983:299), den Springaffen oder Titis (*Callicebus spec.*; ROBINSON, 1979a, 1979b, 1981) und den Languren (*Presbytis potenzi*; TILSON & TENAZA, 1976).

Die für duettierende Vögel gefundenen gemeinsamen charakteristischen Eigenschaften wie ganzjährige Territorialität, monogame Sozialstruktur, tropisches Verbreitungsgebiet und möglicherweise auch ein reduzierter Sexualdimorphismus (z.B. ARMSTRONG, 1963; FARABAUGH, 1982; VON HELVERSEN, 1980; KUNKEL, 1974; THORPE, 1972) scheinen, soweit bekannt, auch für die duettierenden Primatenarten zuzutreffen. Diese gemeinsamen Eigenschaften dürften auf die selektiven Bedingungen hinweisen, die die Evolution akustischer Duette begünstigen und lassen annehmen, dass den Duettgesängen verschiedener Arten möglicherweise ähnliche Funktionen zukommen.

Tatsächlich haben verschiedene Autoren immer wieder auf Ähnlichkeiten zwischen Gibbon- und Vogelgesängen hingewiesen (BOURRET, vermutl. 1947:21; DANDELLOT, 1960, zit. in GOUSTARD, 1965:361; DELACOUR, 1934:9, 1942:39; GITTINS, 1978; GOUSTARD, 1965:394; TEMBROCK, 1963:330; TENAZA, 1976:37).

Bereits mehrfach wurden funktionelle Erklärungen für Gibbongesänge vorgeschlagen, von denen die meisten die territoriale Verteidigung (BROCKELMAN, 1975; CARPENTER, 1940, 1976; ELLEFSON, 1974; MARSHALL et al., 1972; MARSHALL & MARSHALL, 1976; TEMBROCK, 1974; TENAZA, 1975b), die Stärkung des Gruppen- oder

Paarzusammenhalts (CHIVERS, 1976; GOUSTARD, 1979; TEMBROCK, 1970; TENAZA, 1976) oder beides betonen (APFELBACH & DELGADO, 1970; CHIVERS, 1974; LAMPRECHT, 1970; SCHRÖPEL, 1977). Dies sind gleichzeitig auch die beiden Funktionen, die den Duettgesängen von Vögeln hauptsächlich zugeschrieben werden (z.B. FARABAUCH, 1982:119).

LAMPRECHT (1970:202) vermutete zwar, dass dem Gesang der Siamangs wahrscheinlich keine einfache Bedeutung zukommt, sondern dass eher eine multiple Funktion angenommen werden muss. Die in bisherigen Arbeiten hergeleiteten Interpretationen vermochten aber die enorme Komplexität der Struktur von Siamang-Duetten nicht zu erklären. Hypothesen, wonach durch Duettgesang der Paar- oder der Gruppenzusammenhalt gestärkt werde, bieten vielleicht diesbezüglich vielversprechende Erklärungsmodelle. So vermutete WICKLER (1980), dass die Duettbeziehungen zwischen zwei Partnern zu Beginn der Paarbildung gelernt werden müssen. Diese anfänglich zu erbringende Lerninvestition würde die Wahrscheinlichkeit eines Partnerwechsels reduzieren, weil ein in seinen Duettbeziehungen auf einen Partner 'eingespieltes' Individuum mit jedem neuen Partner auch die Lerninvestition neu erbringen müsste.

Um diese Hypothese zu unterstützen, müssen folgende Bedingungen erfüllt sein:

1. Die Verbesserung des Duettierens muss eine notwendige Vorbedingung für die Paarung sein.
2. Duette müssen paarspezifisch sein.
3. Paarspezifität muss auf einer partnerspezifischen Duettbeziehung von einem Partner oder von beiden beruhen.

Es ist bis jetzt meines Wissens noch für keine duettierende Art (weder für Vögel noch für Primaten) ein Fall bekannt, in dem gezeigt worden wäre, dass diese drei Bedingungen erfüllt sind, die für die oben genannte paarbindende Funktion vorausgesetzt werden müssen.

Der Duettgesang von Siamang-Paaren zeigt paarspezifische Eigenschaften (LAMPRECHT, 1970:196f). Diese Eigenschaften könnten lediglich auf der Addition individueller Eigenschaften der beiden Sänger beruhen, oder aber aus partnerspezifischen Gesangsbeziehungen resultieren und also auf einer gesanglichen Anpassung eines Paarpartners an den andern oder einer gegenseitigen Anpassung beider beruhen.

Der Vergleich von paarspezifischen Eigenschaften des Duettgesangs eines Siamangs mit unterschiedlichen Duettpartnern sollte es ermöglichen, die beiden alternativen Erklärungsmöglichkeiten gegeneinander zu testen. Zusätzliche Informationen können erwartet werden aus einer Untersuchung, in welcher Art und Weise sich diese Veränderungen einstellen würden (z.B. in welcher Zeitabhängigkeit, mit welcher Konstanz usw.).

In einem experimentellen Ansatz sollen hier Veränderungen der strukturellen Merkmale des Duettgesanges beim Partnerwechsel aufgezeigt und auf ihre möglichen Implikationen für funktionelle Erklärungen des Duettierens untersucht werden.

2. MATERIAL, METHODEN UND RAHMENBEDINGUNGEN

2.1 MATERIAL UND METHODEN

Der Duettgesang von vier Siamangs wurde qualitativ und quantitativ untersucht. Die in der Schweiz gehaltenen Tiere lebten im Zoologischen Garten von Zürich und im Zoo Seeteufel in Studen bei Biel. Zwischen den beiden Zoos wurde ein Siamang (Narong, Na) ausgetauscht, ein weiterer Siamang (Bohorok, Bh) wurde im Zoo Zürich selbst umverpaart, so dass im Endeffekt zwei neue Paare entstanden. Regelmässige Beobachtungen erfolgten im Zoologischen Garten Zürich in der Zeit vom 14.8.1980 bis 28.4.1982, im Zoo Seeteufel in drei mehrtägigen Blocks zwischen dem 6.7.1981 und dem 24.11.1981. Später wurden in beiden Zoos nur noch gelegentliche Beobachtungen durchgeführt. Ergänzende Beobachtungen wurden an den Siamangs der zoologischen Gärten Frankfurt und München (Deutschland) vorgenommen.

Um den Duettgesang der Tiere in verschiedenen Stadien der Umpaarung zu vergleichen, wurden die Gesänge vor, während und nach dem Partnertausch aufgezeichnet. Für die Tonaufnahmen wurden die Geräte UHER 4200 Report Stereo S und UHER 4200 Report Stereo IC (mit Bandgeschwindigkeit 9.5 cm/sec) verwendet, sowie ein AKG Richtmikrophon. Die Bandaufnahmen der Siamangs wurden durch Abhören und unter Benutzung einer Stoppuhr, sowie sonagraphisch ausgewertet. Die Sonagramme wurden mit den Sonagraphen KAY ELECTRIC 6061B und dem Ubiquitous Spectrum Analyzer UA-500A (NICOLET SCIENTIFIC CORPORATION) und der Filmkamera RECORDINE hergestellt.

Ergänzend zu den Verhaltensprotokollen wurde im Zoologischen Garten Zürich ein Tonfilm (8 mm) angefertigt.

Die nicht-parametrischen Testmethoden wurden von SIEGEL (1956) übernommen und zweiseitig angewandt, sofern nicht anders vermerkt.

2.2 TIERBESTAND

Es folgt eine Liste der untersuchten Siamangs mit ihren wichtigsten Lebensdaten. Die hier als Wildfänge bezeichneten Tiere gelangten alle im Alter von wenigen Jahren in die zoologischen Gärten. Für die Einteilung der Altersklassen wurden die Angaben von CHIVERS (1972) übernommen.

Tonaufnahmen von folgenden Individuen gelangten in dieser Untersuchung zur Auswertung:

Narong (Na), Männchen, adult. Geboren ungefähr 1967, Wildfang. Ab 5.10.1973 im Zoologischen Garten Zürich gehalten, dort mit Ra verpaart. Erste Nachzucht am 15.6.1974, dann in regelmässigen Abständen sieben weitere Geburten, die letzte am 26.8.1981. Am 14.7.1981 an den Zoo Seeteufel abgegeben. Dort gestorben am 19.5.1982. Befund: Chronische Nierenerkrankung.

Gaspa (Ga), Weibchen, adult. Geboren ungefähr 1963, Wildfang. Von etwa 1967 bis 1980 im Zoo Seeteufel, ab etwa 1969 mit Bb ohne Nachwuchs als Paar gehalten. Ab 21.7.1980 im Zoologischen Garten Zürich mit Na als Paar gehalten. Ein Junges am 26.8.1981 geboren. Seit 12.8.1981 mit Bh als Paar gehalten. Trotz Paarungen bei Abschluss der Untersuchungen kein Nachwuchs von diesem Paar.

Bohorok (Bh), Sohn von Na+Ra, bei Beginn der Untersuchung (10.1980) subadult bis adult (5.5 Jahre alt, Dauerbezahnung vollständig durchgebrochen und ausgebildet, Gesang nicht von dem

adulter Siamang-Männchen zu unterscheiden). Geboren am 23.6.1975 im Zoologischen Garten Zürich, Handaufzucht. Später zusammen mit seiner jüngeren Schwester Ch aufgewachsen und als Paar gehalten. Seit 12.8.1981 mit Ga zusammen als Paar gehalten. Bis zum Abschluss der Untersuchung noch kein Nachwuchs.

Vreneli (Vr), Weibchen, adult. Geboren ungefähr 1963, Wildfang. Seit etwa 1967 im Zoo Seeteufel. Ab 1.9.1977 mit Ta - einem hier nicht untersuchten Siamang-Männchen - als Paar gehalten, bis zu dessen Tod (26.6.1979). Ein Junges am 19.2.1979 geboren. Ab 14.7.1981 zusammen mit Na als Paar gehalten. Nach dem Tod von Na (19.5.1982) wieder einzeln gehalten. Ein Junges am 1.8.1982 geboren.

Folgende Siamangs sind in dieser Arbeit wegen ihrer engen Beziehungen zu den untersuchten Tieren desweiteren von Bedeutung:

Bobby (Bb), Männchen, adult. Geboren ungefähr 1958. Wildfang aus Sumatra. Kein Nachwuchs von diesem Tier, da vermutlich nicht zeugungsfähig. Ab 12.12.1961 im Zoologischen Garten Frankfurt, dort zusammen mit Ti als Paar gehalten. Ab etwa 1969 im Zoo Seeteufel, dort zuerst mit Ga als Paar, ab 21.7.1980 mit Ra als Paar gehalten. Am 8.10.1981 gestorben. Befund: Klebsiella-Infektion.

Ratana (Ra), Weibchen, adult. Geboren ungefähr 1963, Wildfang aus Sumatra (nach Angaben von SCHULTZ, 1972). Ab 15.6.1965 im Zoologischen Garten Zürich, dort zusammen mit Na als Paar gehalten. Das Paar zog mehrmals nach (siehe unter Na). Ab 21.7.1980 im Zoo Seeteufel, dort mit Bb als Paar gehalten. Kein Nachwuchs. Seit dem

Tod von Bb (8.10.1981) einzeln gehalten.

Chandra (Ch), Tochter von Na+Ra, zu Beginn der Untersuchung (10.1980) juvenil (4Jahre alt, Gesang noch nicht vollständig ausgebildet). Geboren am 24.12.1976 im Zoologischen Garten Zürich, Handaufzucht. Später mit ihrem älteren Bruder Bh aufgewachsen und als Paar gehalten. Seit 12.8.1981 mit Fa und Da, zwei juvenilen, handaufgezogenen Männchen zusammen gehalten.

Familiengruppe, bestehend aus **Kobi** (Ko), Männchen, und **Christeli** (Cr), Weibchen, beide adult, etwa 1963 geboren, Wildfänge, ab etwa 1968 im Zoo Seeteufel als Paar gehalten, und ihren Jungen **Liseli** (Li), Weibchen, geboren 22.7.1977, und **Ali** (Al), Männchen, geboren 11.10.1979, zu Beginn der Untersuchung im juvenil- (Li) und im infans-I-Stadium (Al).

2.3 RÄUMLICHE VERHÄLTNISSE

Im Zoologischen Garten Zürich wurden zwei Siamang-Gruppen gleichzeitig im "Alten Menschenaffenhaus" gehalten. Es standen dafür zwei aneinandergrenzende Innenkäfige (Fig. 1a und b), die durch eine undurchsichtige (bemalte) Glasscheibe getrennt waren, zur Verfügung: der kleinere Käfig Nr. 5 (16 m², 4 m Höhe) und der mehr als doppelt so grosse Käfig Nr. 6 (40 m², 4 m Höhe). Beide Siamang-Gruppen hatten abwechslungsweise Zugang zu einem geräumigen Aussenkäfig (30 m², 4.6 m Höhe) (Fig. 1c). Alle Käfige waren mit einem ausgedehnten Klettergerüst aus Bambus und Seilen ausgestattet. Die Schlafboxen waren direkt unter den Innenkäfigen gelegen (2.4 m², 2.5 m Höhe für Käfig 5, bzw. 4.8 m², 1.6 m Höhe für Käfig 6) und einander gegenüber aufgestellt. Da aufgrund von Erfahrungen mit Gibbons im Zoologischen Garten von Zürich (IBSCHER, 1964 und pers. Mitt.) bewusst darauf geachtet wurde, dass die beiden Gruppen keinen Sichtkontakt hatten, war im Trenngang zwischen den beiden Schlafboxen ein Vorhang als Sichtschutz installiert worden. Die beiden Gruppen konnten sich aber zu jeder Zeit hören.

Im Zoo Seeteufel wurden drei Siamang-Gruppen gleichzeitig gehalten. Jede Gruppe hatte einen Aussenkäfig (ca. 25 m², 2.5 m Höhe) zur Verfügung, der mit einem rostfreien Metallrohrgerüst und Kletterseilen, sowie einer hölzernen Schlafbox mit Schiebetür (2 m², 1 m Höhe) ausgestattet war. Zwei der Käfige (Käfig 1 und 2) standen mit der Längsseite in einem spitzen Winkel zueinander, so dass der Zwischenraum an der schmalsten Stelle etwas über einen Meter betrug (Fig. 2a und b). Die Tiere dieser beiden Gruppen konnten sich hier

also berühren, wenn sie gegenseitig die Arme bis zur Schulter durch das Gitter streckten. Der dritte Käfig war über 10 m entfernt auf dem Dach eines etwa 3 m hohen Gebäudes (Fig. 2c). Die Sichtverbindung zum dritten Käfig war durch einige Bäume und Buschwerk behindert.

Die Winterquartiere aller drei Gruppen befanden sich abseits, in einem weiteren Gebäude. Zwei Käfige (Käfig W1 und W2, 18 m², 2 m Höhe, resp. 14 m², 2 m Höhe), die im Obergeschoss untergebracht waren, lagen sich mit etwa 3.5 m Abstand gegenüber. Der Sichtkontakt war zwar verstellt, aber doch gegeben. Der Käfig der dritten Gruppe (Käfig W3, 6 m², 3 m Höhe) befand sich im Erdgeschoss und war vom Publikum einzusehen. Nur zum Reinigen des Käfigs wurde die Gruppe in ein kleines, mit dem Käfig verbundenes oberes Abteil (2 m², 2 m Höhe) gewechselt. Dieses Abteil grenzte an den kleineren der beiden anderen Siamang-Käfige. Die Gruppe hatte weder im grossen Käfig noch im kleinen Abteil Sichtkontakt zu den anderen Siamangs. Auch die Käfige im Winterquartier waren mit Kletterstangen versehen. Die Schlafboxen der ersten beiden Gruppen waren dieselben wie diejenigen im Sommerquartier. Die dritte Gruppe schlief auf Matten, die unter der Käfigdecke aufgespannt waren. Wie in Zürich standen alle Tiere jederzeit in Hörverbindung untereinander.

a



b

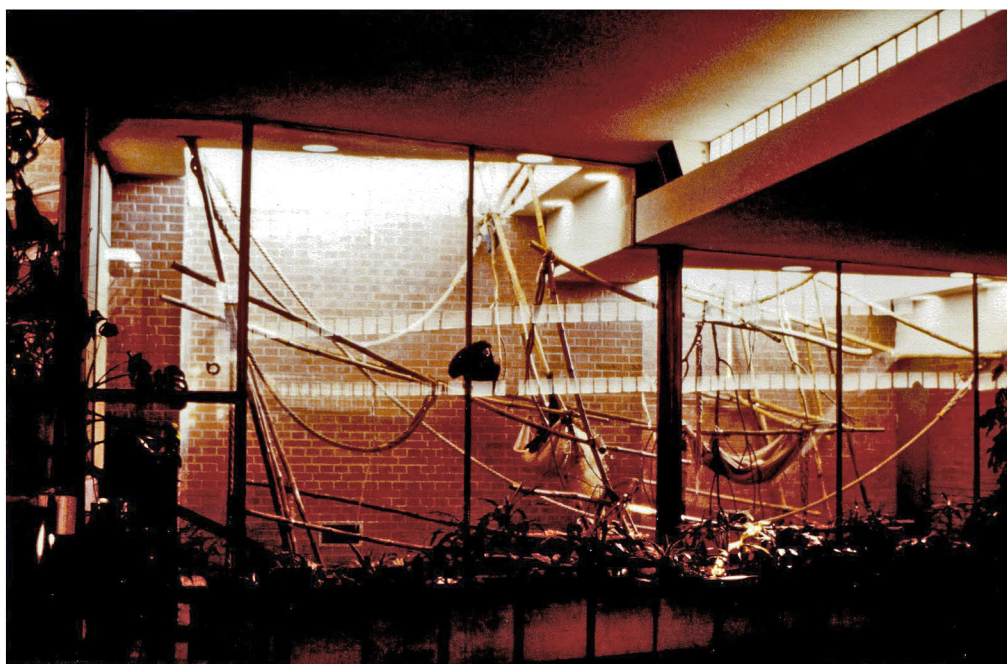


Fig. 1a-b: Siamang-Innenkäfige Nr. 5 (a) und Nr. 6 (b) im Zoologischen Garten Zürich (3.5.1982).

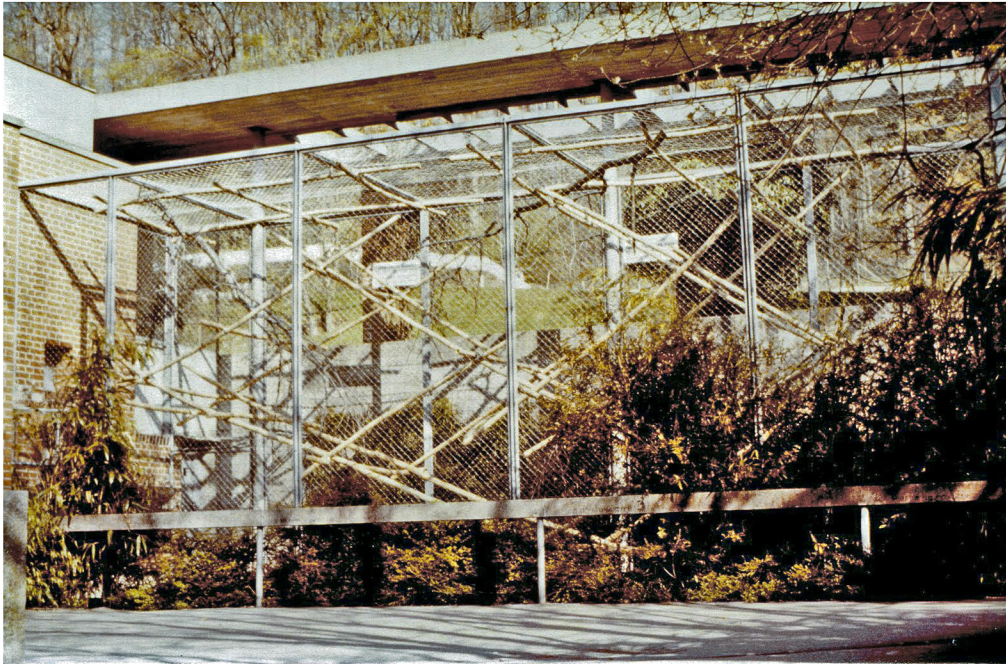
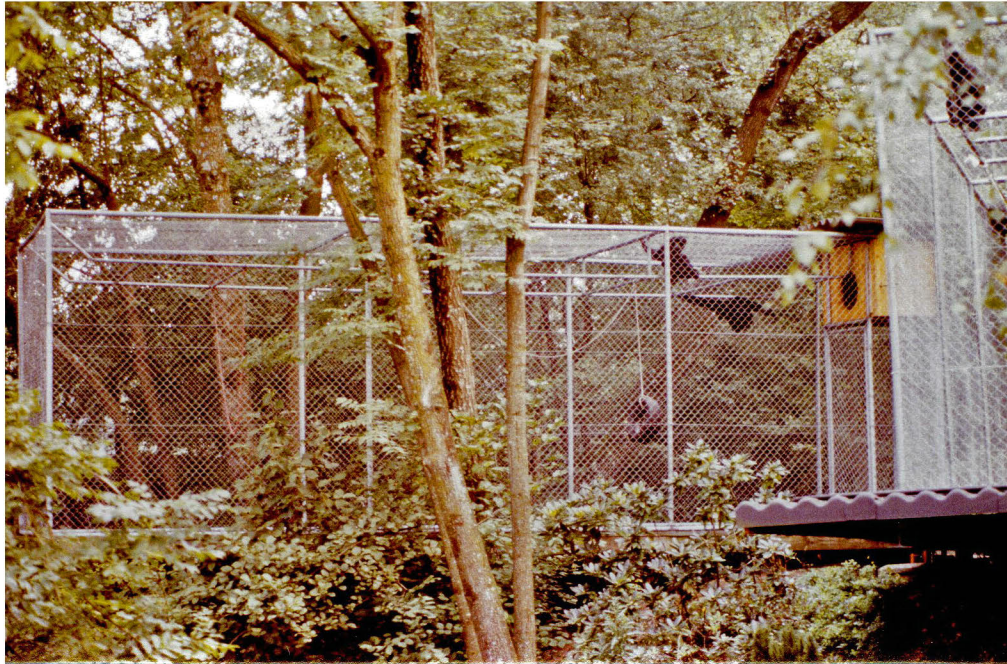


Fig. 1c: Siamang-Aussenkäfig im Zoologischen Garten Zürich
(3.5.1982).

a



b



Fig. 2a-b: Siamang-Aussenkäfige Nr. 1 (a) und Nr. 2 (b) im Zoo Seeteufel/Studen (3.9.1981).



Fig. 2c: Siamang-Aussenkäfig Nr. 3 im Zoo Seeteufel/Studen
(3.9.1981).

2.4 VERÄNDERUNGEN DER GRUPPENZUSAMMENSETZUNG

Im Zoologischen Garten Zürich bestanden die beiden Siamang-Gruppen zu Beginn der Untersuchung im Oktober 1980 aus je einem Paar (Fig. 3). Das adulte Paar Na+Ga war im kleineren Käfig 5 untergebracht. Beide Tiere sangen mehrmals täglich und wurden regelmässig bei Paarungen beobachtet. Ga hatte am 26.8.1981 eine Früh- und Steissgeburt (der Fötus, ein Weibchen, wog nur 152 g). Bei einer Tragzeit von 230 bis 239 Tagen (HILL, 1967; LaMALFA, 1969) muss die Konzeption nach dem 30. Dezember 1980 erfolgt sein, vermutlich etwa 1 bis 2 Monate später. Das jüngere Paar, das aus den Geschwistern Bh+Ch bestand, belegte den Käfig 6. Es wurden keine Paarungen zwischen den beiden beobachtet. Sie sangen mehrmals täglich zusammen. Ch produzierte aber noch nicht den typischen Adultgesang und schwieg auch meistens während eines grossen Teils des Gesanges.

Am 14.7.1981 wurde Na an den Zoo Seeteufel abgegeben. Seine ehemalige Partnerin Ga blieb während des folgenden Monats allein. Am 12.8.1981 wurde ihr Bh zugesetzt.

Die Ausgangskonstellation in Studen bestand aus zwei Siamang-Gruppen und einem Einzeltier. Das einzelne Weibchen Vr bewohnte seit dem 26.6.1979 allein den Käfig 1. Gleich daneben war das Paar Bb+Ra, seit dem 21.7.1980, im Käfig 2 untergebracht. Es wurden regelmässig Paarungen beobachtet. Zu einer Konzeption kam es aber nie. Die Familiengruppe Ko+Cr(+Li+Al) befand sich im etwas weiter entfernten Käfig 3. Auch hier wurden regelmässig Paarungen zwischen den Adulten beobachtet. Zwischen dem 4. und 13. Mai 1981 dürfte eine Konzeption

erfolgt sein; am 28.12.1981 gebar Cr ein gesundes junges Männchen. Sowohl das einzelne Weibchen Vr wie auch die beiden Gruppen in Studen sangen mehrmals täglich.

Am 14.7.1981 traf aus Zürich das Männchen Na ein, das zu Vr in den Käfig 1 einquartiert wurde. Beide Tiere blieben bis zum Tod von Na, am 19.5.1982, zusammen. Am 1.8.1982 gebar Vr ein junges Weibchen.

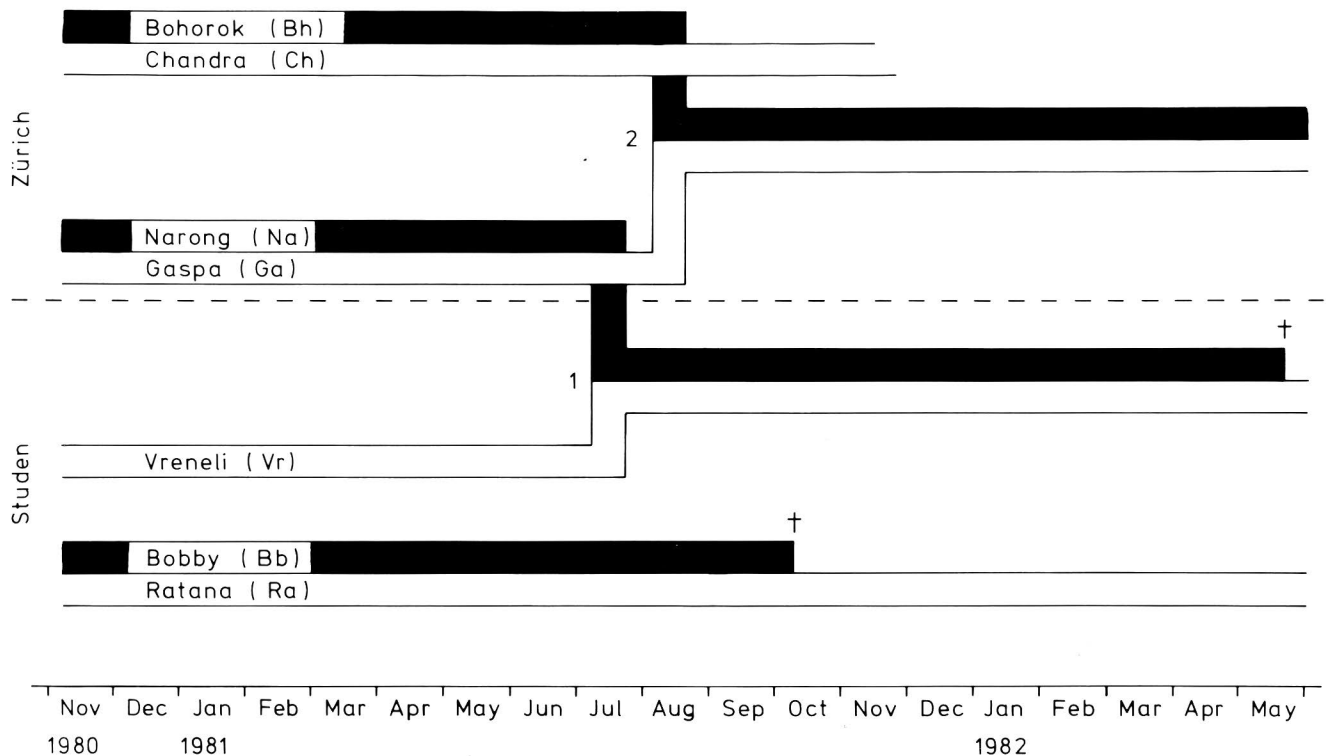


Fig. 3: Veränderungen der Gruppenzusammensetzung, schematische Darstellung des zeitlichen Verlaufes.

1 = Neuverpaarung von Na+Vr, 14.7.1981

2 = Neuverpaarung von Bh+Ch, 12.8.1981

2.5 DEFINITIONEN ZUR BIOAKUSTIK

Als **Elemente** werden hier Lautäusserungen bezeichnet, die keine zeitliche Unterbrechung aufweisen und die im Sonagramm durch eine kontinuierliche Spur entlang der zeitlichen (horizontalen) Achse repräsentiert sind. Die Lautelemente der Siamangs werden alle beim Ausatmen erzeugt (LAMPRECHT, 1970:189; im Widerspruch zu TEMBROCK, 1974:178 und WELCH, 1911:358) und lassen sich nach ihren Klangeigenschaften grob in vier Gruppen (**Klassen**) einteilen: Heullaute, Bellaute, Jauchzer und Schreie.

Diese Klassen können weiter in Lauttypen aufgegliedert werden, diese feineren Kategorien sind jedoch graduell ineinander überführbar.

Die Gesangselemente werden bevorzugt in bestimmten Kombinationen geäussert, die hier als **Motive** bezeichnet werden (nach THIELCKE, 1961:285).

Grössere gesangliche Einheiten lassen sich voneinander abgrenzen aufgrund charakteristischer Häufigkeiten, mit denen die einzelnen Lautklassen zur Anwendung kommen, und aufgrund von Unterschieden in der Organisation, die die einzelnen Lautäusserungen untereinander verbindet. Diese grösseren Einheiten werden hier als **Sequenzen** bezeichnet, in Anlehnung an die Terminologie von HAIMOFF (1981, in press). Die Sequenz wird hier also als ein Sonderfall der Strophe (nach der Definition von TEMBROCK, 1977:33) verstanden.

Als **Gesang** wird hier bezeichnet, was die von THORPE (1961:15) angeführten Kriterien erfüllt: "What is usually understood by the term song is a series of notes, generally of more than one type, uttered in succession and so related as to form a recognizable

sequence or pattern in time", oder kürzer gesagt: Gesang besteht aus "Strophenfolgen mit nicht-zufälliger Folgewahrscheinlichkeit" (TEMBROCK, 1977:33). Die Gesänge sind untereinander durch ein hier willkürlich festgelegtes Intervall von mindestens 5 Minuten getrennt.

Unter einem **Duett** werden die gemeinsamen Lautäußerungen zweier Tiere verstanden, die in einer zeitlichen und/oder motivlichen Abhängigkeit zueinander stehen (WICKLER, 1974; SEIBT & WICKLER, 1982); ein **Duettgesang** ist demnach ein Gesang, der sich aus den in zeitlicher und/oder motivlicher Verschränkung geäußerten Gesangsanteilen zweier Individuen zusammensetzt.

Ein **Konzert** entsteht, wenn mehr als zwei Tiere mit ihren Gesängen aufeinander Bezug nehmen (TEMBROCK, 1974:189). Als **Chor** wird hier das ungeordnete Zusammensingen mehrerer Individuen verstanden.

2.6 BESCHREIBUNG DER LAUIKLASSEN UND -TYPEN

Die hier verwendete Einteilung der Gesangselemente lehnt sich an diejenige von LAMPRECHT (1970) und HAIMOFF (1981) an und wurde in erster Linie nach den physikalischen Eigenschaften und dem zeitlichen Muster der Laute, also nach strukturellen oder syntaktischen Aspekten (MARLER, 1965; TEMBROCK, 1974) vorgenommen. Es werden die wichtigsten Lautkategorien kurz definiert; detailliertere Angaben finden sich bei HAIMOFF (1981), LAMPRECHT (1970) und SCHRÖPEL (zit. in TEMBROCK, 1974).

Heullaute (=booms) (F: 310-400 Hz; 0.05-0.9 sec)
 (´howling´, SCHRÖPEL, zit. in TEMBROCK, 1974;
 ´booms´, CHIVERS, 1974; FOX, 1977; HAIMOFF, 1981)

Heullaute sind tiefe, uuu-ähnliche Töne, die meist bei geschlossenem Mund und maximal geblähtem Kehlsack oder beim Aufblasen desselben ausgestossen werden. Sie erfolgen meist in der Ruhestellung (in sitzender oder hängender Stellung) des Sängers. Anhand ihrer zeitlichen Ausdehnung, ihrem Frequenzverlauf und ihrer Assoziation mit weiteren Lautelementen können sehr viele verschiedene Typen unterschieden werden. Da aber alle Übergangsformen vorkommen, können die Heultöne nicht immer mit Sicherheit den einzelnen Typen zugeordnet werden. Es werden hier vier verschiedene Typen unterschieden: kurze, lange und ansteigende Heullaute und Grunzlaute, die in unterschiedlichen Kontexten vorkommen können.

- a) Die kurzen Heullaute treten vor allem einzeln auf, gereiht, als zweiter Laut eines Paares von Heullaute (entspricht den "diphasic"-booms bei Chivers, 1974), oder unmittelbar vorgängig eines Bellautes, Jauchzers oder Schreies.
- b) Die langen Heullaute treten meist einzeln oder als erster Laut in einem Paar von Heullaute auf.
- c) Die ansteigenden Heullaute ("ascending booms", HAIMOFF, 1981) werden fast ausschliesslich als erster Laut eines Paares von Heullaute geäussert. Diese speziellen Heulpaare treten in drei verschiedenen Kontexten auf: 1.-entweder einzeln, 2.-unmittelbar vor einem Jauchzer, oder 3.-in den einleitenden Stadien der Duettsequenz, unmittelbar vor dem Schrei (siehe unten). Während der kurze und der lange Bellaut sowohl vom Männchen wie vom Weibchen gebracht werden, beschreibt HAIMOFF (1981) den ansteigenden Heullaut nur für das Männchen. In der Regel wird dieser Lauttyp tatsächlich nicht von Weibchen geäussert, eines der hier untersuchten Tiere (Vr) verwandte ihn jedoch regelmässig.
- d) Die Grunzlaute sind kurze, leise Laute, die, obwohl von CHIVERS (1974) nur für Weibchen beschrieben, von beiden Geschlechtern abgegeben werden. Der Kehlsack wird dazu nur minimal aufgebläht. Die strukturellen Eigenschaften der kurzen Heullaute sind ähnlich denen der kurzen Heullaute, abgesehen von der unterschiedlichen Lautstärke. Die Grunzlaute werden zu Beginn des Gesanges abgegeben. Den Grunzlauten ähnliche Vokalisationen werden bei der Nahrungsaufnahme geäussert ("glunks", CHIVERS, 1976:119; FOX, 1977:442), beim Erblicken des fütternden Tierpflegers, und in frühen

Stadien einer Alarm-Reaktion (‘soft grunts’, CHIVERS, 1976:119).
Diese Laute sind vermutlich in ihrer Struktur nicht von den hier
beschriebenen verschieden.

Bellaute (F: 650-1042 Hz; 0.08-0.42 sec)

(‘barking sounds’, SCHRÖPEL, zit. in TEMBROCK, 1974;
‘barks’, CHIVERS, 1974; FOX, 1977; HALMOFF, 1981)

Zusammen mit den Heullauten stellen die Bellaute den Hauptanteil der
Lautäusserungen eines Siamang-Gesanges. Sie werden einzeln oder
gereiht ausgestossen und fast stets durch einen kurzen Heullaut
eingeleitet. Der Mund wird mässig weit geöffnet, die Zähne bleiben
dabei durch die Lippen bedeckt. Auch hier können die einzelnen Typen
durch progressive Veränderungen der entsprechenden Parameter
kontinuierlich ineinander übergehen.

a) lange Bellaute (in der Folge mit 1B abgekürzt; F: ca. 770-1042
Hz; 0.17-0.42 sec):

Dieser Lauttyp ist nur von Weibchen bekannt (obwohl angezweifelt von
FOX, 1977) und wird in der Regel in beschleunigten Serien geäussert.
Die Beschleunigung wird erreicht sowohl durch Verkürzung der
Lautelemente als auch der Intervalle. Mit zunehmendem Tempo und
anschwellender Lautstärke geht das lange Bellen kontinuierlich in
das kurze, schnelle Bellen (siehe unten, Typ b) über. Mit der
Beschleunigung einher geht eine Verkürzung und ein kontinuierlicher
Frequenzanstieg der kurzen Heullaute, die jedem Bellaut unmittelbar
voranstellen. Dieser Anstieg (‘raised bass’, MARSHALL & MARSHALL,
1976) zeigt Intensitätsunterschiede bei den verschiedenen Weibchen.

b) kurze Bellaute mit schnellem Rhythmus (abgekürzt mit loc; F: 720-980 Hz; 0.08-0.22 sec):

Im Gegensatz zu den langen werden kurze Bellaute von beiden Geschlechtern geäussert. Dieser Lauttyp kann kontinuierlich aus dem langen Bellen des Weibchens hervorgehen. Völlig unvermittelt abgegebene schnelle Bellserien, die während des Gesanges regelmässig auftreten, haben dieselbe Struktur. Entsprechend der von HAIMOFF (1981) vorgeschlagenen Bezeichnung 'locomotion call' ist dieser Lauttyp fast stets mit rascher Fortbewegung des singenden Tieres verbunden. Dies steht im Widerspruch zu Angaben von BENCHLEY (1942, zit. in NAPIER & NAPIER, 1967), wonach die Siamangs während ihrer Gesangsdarbietung still sitzen. Während dieser äusserst schnellen Lautfolge wird der Mund zwischen den einzelnen Bellauten nicht mehr ganz geschlossen.

c) kurze Bellaute mit langsamem Rhythmus (in der Folge als kb1 abgekürzt; F: 650-890 Hz, 0.23-0.39 sec):

Dieser Typ von Bellauten wird von beiden Geschlechtern einzeln oder in Serie abgegeben, oft mit unregelmässigen Abständen und ebenfalls wie der Belltyp a (1B) entweder in Ruhestellung oder während gemässigter Fortbewegung. Dieser Belltyp kann kontinuierlich aus den kurzen Bellauten des Typs b (loc) hervorgehen.

Jauchzer (in der Folge als J abgekürzt; F: 500-1080 Hz; 0.55-0.8 sec)

('rejoicing', SCHRÖPEL, zit. in TEMBROCK, 1974;

'cry', FOX, 1977;

'ululating scream', HAIMOFF, 1981)

Dieser lange, oft leicht abfallende Laut wird bei maximal geblähtem Kehlsack und weit aufgerissenem Mund abgegeben. Die Zähne werden dabei nicht entblösst. Der Laut wird nur einzeln geäussert und zwar meist in Ruhestellung, manchmal bei langsamer Fortbewegung.

Der Jauchzer wird stets mit ganz bestimmten Lauten assoziiert. Die so entstehende Lautfolge entspricht einem Motiv bei Vogelgesängen (THIELCKE, 1961). Den Jauchzern aller untersuchten Tiere geht ein Paar von Heullauten voran, von denen der erste ein ansteigender, der zweite ein kurzer Heullaut ist. Der zweite Heullaut schlägt, ähnlich wie bei den Bellaute, direkt in den Jauchzer um. Dem Jauchzer folgt fast stets eine Folge kurzer, schneller Bellaute (Typ b). Individuelle Merkmale treten in dieser Lautklasse besonders deutlich zutage und äussern sich unter anderem im Zeitintervall zwischen dem ansteigenden und dem kurzen Heullaut bzw. dem ansteigenden Heullaut und dem Einsetzen des Jauchzers, in der Anzahl der dem Jauchzer folgenden Bellaute und im Frequenzverlauf des Jauchzers selbst. Diese Parameter zeigten deutliche individuelle Unterschiede und waren bei jedem der untersuchten Tiere recht konstant. Ähnliche Unterschiede fand LAMPRECHT (1970:197) zum Teil auch bei den von ihm untersuchten Tieren. Es werden hier zwei Typen von Jauchzern unterschieden:

- a) der Jauchzer im Duett (Jauchzer-I) und
- b) der Jauchzer ausserhalb des Duetts (Jauchzer-II).

Die beiden Typen unterscheiden sich je nach Individuum mehr oder weniger deutlich in der Länge des Jauchzerlautes, der Struktur und der Anzahl der nachfolgenden Bellaute. Das Jauchzer-II-Motiv wird meistens noch durch ein abschliessendes Paar von Heullauten ergänzt. Auch dieses Heulpaar bestand bei den untersuchten Tieren aus einem ansteigenden und einem nachfolgenden kurzen Heullaut (von denen der

letztere bei Na oft fehlte). Bei dem von HAIMOFF (1981) untersuchten Tier war es anders, einem ansteigenden folgte ein langer Heullaut.

Jauchzer wurden von LAMPRECHT (1970), FOX (1977) und HAIMOFF (1981) nur für Männchen beschrieben. In der Mehrzahl der mir bekannten Fälle trifft das auch zu. Nur eines der hier untersuchten Weibchen (Vr) äusserte regelmässig Jauchzer in seinen Gesängen, die in ihren Eigenschaften in keiner Weise aus der Variationsbreite männlicher Jauchzer herausfielen. Es handelte sich dabei stets um Jauchzer vom Typ II, einschliesslich des ganzen, oben beschriebenen Jauchzermotivs. Ähnliches scheint auch SCHRÖPEL (zit. in TEMBROCK, 1974) gefunden zu haben.

Schrei (F: 800-1210; 1.6-1.9 sec)

([˘]climax[˘], FOX, 1977;

[˘]bitonal scream[˘], HAIMOFF, 1981)

Dieser Laut besteht aus zwei verschiedenen Phasen, die sich deutlich in ihrer Frequenz unterscheiden und fast stets mit minimaler zeitlicher Unterbrechung nacheinander abgegeben werden. Nach der hier verwendeten Definition handelt es sich bei den beiden Phasen um zwei verschiedene Elemente. Die konsequente Verknüpfung der beiden Laute und der unten beschriebene Mechanismus des Phasenwechsels liessen es sinnvoll erscheinen, beide in der selben Lautklasse zusammenzufassen.

HAIMOFF (1981:132, in press) nimmt an, dass während der ersten Phase der aufgeblasene Kehlsack durch Anti-Resonanz die Basalfrequenz des Lautes [˘]herausfiltert[˘], ein Effekt, der erst beim Entleeren des Kehlsackes in der zweiten Phase aufgehoben wird. Dem

menschlichen Ohr erscheint die erste Phase stets niederfrequenter als die zweite. LAMPRECHT (1970) und HAIMOFF (1981) fanden in ihren Sonogrammen aber ein gegenteiliges Bild: die Basalfrequenz der ersten Phase des Schreies lag scheinbar höher als die der zweiten Phase. Gute Tonaufnahmen der Männchen Na und Bh liessen aber in den Sonogrammen deutlich ein weiteres Frequenzband unter der vermeintlichen Basalfrequenz der ersten Schrei-Phase erkennen (siehe z.B. Fig. 4). Die eigentliche Basalfrequenz der ersten Phase scheint aber zumindest teilweise herausgefiltert zu werden.

Die erste Phase des Schreies besteht aus einem langgezogenen Laut von ca. 1.4 sec Dauer, bei relativ konstanter Frequenz. Dabei ist der Kehlsack maximal gebläht, und der Mund wird sehr weit aufgerissen, so dass die Zähne entblösst werden. Die zweite Phase variiert stark in Dauer und Frequenzverlauf. In der Regel ist die zweite Phase erheblich kürzer als die erste und meist von abfallendem Frequenzverlauf. Der Kehlsack ist hier nicht mehr maximal gebläht, die Zähne sind nicht entblösst. Der Schrei wird stets nur einzeln geäussert. Die zweite Phase kann in Ausnahmefällen fehlen.

Der Schrei ist stets mit Fortbewegung verbunden; meist nimmt das Tier nur eine kurze Ortsveränderung vor, indem es sich beim Schrei auf einen anderen Platz schwingt, manchmal erfolgt auch nur eine Stellungsveränderung.

Ähnlich wie der Jauchzer ist auch der Schrei mit ganz bestimmten Laut-Elementen assoziiert. Er wird durch einen kurzen Heullaut eingeleitet, bei manchen Individuen durch ein Heullaut-Paar; letzteres besteht dann aus einem ansteigenden Heullaut, gefolgt von einem kurzen. Dem Schrei wird bei manchen Tieren noch eine Reihe von kurzen, schnellen Bellauten (Typ b)

hinterhergeschickt. So entsteht ein Motiv, das dem Motiv mit Jauchzer sehr ähnlich ist. Auch hier fallen wieder viele individuentypische Merkmale auf, sowohl in Frequenzverlauf und Intensität des Schreies, als auch in Anzahl, Struktur und Intervalllänge der den Schrei begleitenden Motivelemente. Der Schrei ist nur vom Männchen bekannt. Bei dem von RÜHMEKORF (1963) ursprünglich als Weibchen beschriebenen Siamang liess sich das Geschlecht damals nicht eindeutig bestimmen (RÜHMEKORF, pers. Mitt.), das Tier konnte aber später eindeutig als Männchen identifiziert werden.

2.7 GESANGSAUFBAU

Der Aufbau eines Siamang-Gesanges erfolgt in der Regel nach einem festen Schema: Er wird nur zu Beginn durch die introductory sequence eingeleitet, danach werden bis zum Schluss des Gesanges mehrere Male abwechselnd die organizing sequence und die Duettsequenz vorgetragen. Die vorliegende Untersuchung über Veränderungen des Duettgesanges bei der Umpaarung beschränkt sich auf die beiden letztgenannten Sequenzen, die auch den grössten Teil des Gesanges ausmachen. Nur diese beiden Sequenzen sollen im folgenden kurz beschrieben werden. Detailliertere Angaben zur Organisation der Sequenzen finden sich bei LAMPRECHT (1970) und HAIMOFF (1981).

organizing sequence

(`Zwischenphase` LAMPRECHT, 1970)

Diese Sequenz dauert meist 15 bis 60 sec, kann aber in speziellen Fällen über mehrere Minuten ausgedehnt werden und ist auch in ihrem Aufbau sehr variabel. Sie setzt sich zusammen aus Heullauten (Typen a-c), Bellauten (Typen b und c) und Jauchzern (Typ II). Der hier durch den Begriff organizing sequence abgegrenzte Gesangsabschnitt wurde gegenüber der Auffassung von LAMPRECHT (1970) und HAIMOFF (1981) eingeschränkt: Ein stets in individuell konstantem Intervall zur vorangegangenen Duettsequenz geäussertes Jauchzer-II wird hier zur Duettsequenz selber gezählt und nicht zur organizing sequence (resp. zur Zwischensequenz).

Im Aufbau der organizing sequence desselben Paares konnten von

Gesang zu Gesang Unterschiede auftreten, sodass in einem Gesang ein Lauttyp besonders zahlreich, in einem anderen besonders selten sein konnte. Es traten zahlreiche Lautkombinationen in der organizing sequence auf, die dazu teilweise noch bei beträchtlicher lokomotorischer Bewegung dargeboten wurden, für die HAIMOFF (1981:136) eine zufallsmässige Organisation vermutete.

Während der organizing sequence traten vor allem zusammen mit den kurzen, schnellen Bellauten (Typ b, loc) Phasen rascher Fortbewegung auf. Diese Bellfolgen wurden oft von den beiden Paarpartnern synchron gebracht, oft wurden sie aber auch nur vom Männchen geäussert und vom Weibchen mit kurzen Bellauten von langsamem Rhythmus (Typ c, kBl) begleitet. Die Bellaute wurden in der Regel jeder von einem kurzen Heullaut eingeleitet. Daneben wurden die Heullaute in der organizing sequence oft in Form von Paaren geäussert, meist ein ansteigender (vom Männchen) oder ein langer (vom Weibchen) Heullaut gefolgt von einem kurzen. Die Jauchzer wurden stets in Form der bereits beschriebenen Motive gebracht.

Eine Reihe von Heullaute beschliesst in der Regel die Sequenz beziehungsweise kennzeichnet den Beginn der Duettsequenz. Bei den hier untersuchten Tieren äusserten die Männchen bei dieser Gelegenheit vornehmlich Paare von Heullaute. Es handelt sich hier um dieselben Lautpaare, wie sie bereits für das Jauchzer-II-Motiv beschrieben wurden (ein ansteigender gefolgt von einem kurzen Heullaut), und tatsächlich sind die Heulpaare auch hier am Schluss der organizing sequence häufig Bestandteile von Jauchzermotiven. In vielen Fällen folgt zum Beispiel dem kurzen Heullaut ein Jauchzer, der so in die erste Phase der Duettsequenz zu liegen kommt (siehe dazu Fig. 4, aber auch die publizierten Sonagramme von LAMPRECHT,

1970:191; MARSHALL & MARSHALL, 1976:236). Auch HAIMOFF (1981:136f) beschreibt für denselben Kontext Heulpaare, allerdings bestanden diese bei dem von ihm untersuchten Siamang-Männchen aus jeweils einem ansteigenden gefolgt von einem langen Heullaut.

Sowohl die Heullautpaare, als auch die fakultativ nachfolgenden Jauchzer zeigen eine ähnlich konstante zeitliche Beziehung wie dies auch für die lautlichen Interaktionen der Duettsequenz charakteristisch ist; diese das Duett einleitenden Laute können aber durchaus auch fehlen, weshalb sie hier zur organizing sequence gehörig betrachtet werden.

Duettsequenz

(*˘Duett˘*, LAMPRECHT, 1970;
˘great call sequence˘, HAIMOFF, 1981)

Die Duettsequenz dauert etwa 20-50 sec und setzt sich aus zwei beschleunigten Bellserien des Weibchens zusammen, in die das Männchen an ganz bestimmten Stellen mit ganz bestimmten Lautfolgen einsetzt (LAMPRECHT, 1970). Der Aufbau einer typischen Duettsequenz ist in Fig. 4 dargestellt. Die beiden Bellserien des Weibchens werden traditionellerweise auch als *˘great call˘* bezeichnet, ein Begriff, der von BOUTAN (1913:33, *˘grand chant d'excitation˘*) für eine bestimmte Art von Lautäußerungen eines Schopfgibbonweibchens (*Hylobates concolor leucogenys*) geprägt und später von verschiedenen Autoren auf ähnliche Gesangsabschnitte von anderen Gibbonarten übertragen wurde (siehe z.B. MARSHALL & MARSHALL, 1976).

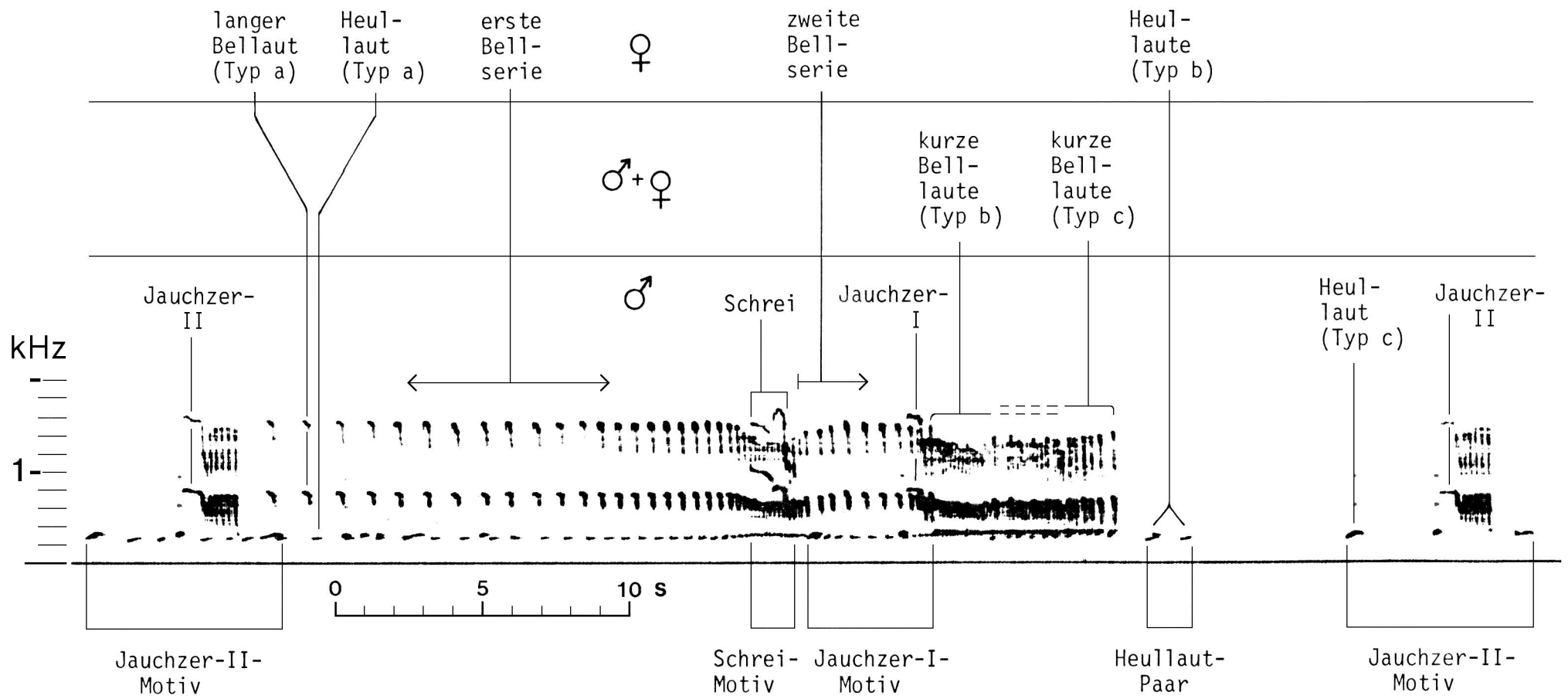


Fig. 4: Aufbau einer typischen Duettsequenz des Paares Nat+Ga (13.12.1980).

Die Duettsequenz setzt sich aus Lauten aller Klassen zusammen. Einige Lauttypen, wie die langen Bellaute (Typ a), der Jauchzer-I und der Schrei, werden nur in dieser Sequenz geäußert.

Zu Beginn der Sequenz befinden sich beide Partner in Ruhestellung (sitzend oder hängend). Das Weibchen beginnt die Duettsequenz mit rhythmischen, langen Bellauten (Typ a, 1B). Jeder Bellaut wird von einem kurzen Heullaut eingeleitet. Diese erste Bellserie wird zunehmend beschleunigt durch Verkürzung von Lautdauer und Intervall. Während der langen Bellaute äussert das Männchen typischerweise nur die das Schrei-Motiv einleitenden Heullaute, die aber auch fehlen können (dies regelmässig bei Na). Mit der Beschleunigung der Bellserie gehen die langen Bellaute kontinuierlich in kurze, schnelle über (Typ b, 1oc). Gegen das Ende der Bellserie setzt das Männchen mit dem Schrei-Motiv ein.

Der Schrei ist in der Regel mit Fortbewegung verbunden: Das Männchen schwingt sich an dieser Stelle meist an einen anderen Platz. Aber auch das Weibchen wird mit zunehmendem Belltempo aktiver und beginnt kurz herumzuhangeln; beide Tiere können sich auch gelegentlich nur mit einer Stellungsänderung begnügen. Die Reihenfolge dieser Vorgänge ist variabel; meist beginnt das Männchen zuerst die Bewegung, gefolgt von seinem Schrei, gleich darauf erfolgt die Bewegung des Weibchens. Wie aus den Einzelbild-Analysen der Filmaufnahmen hervorging, kommt es aber auch vor, dass das Weibchen die Bewegung beginnt.

Dem Schrei folgen oft noch einige kurze Bellaute, danach geht das Männchen sofort zur Einleitung des Jauchzer-I-Motivs über: es äussert das typische Heullautpaar.

Mit dem Ende des Schreies beendet das Weibchen die erste Bellserie, um sogleich eine zweite Serie zu starten. Beide Tiere

sind nun wieder in Ruhestellung, und auch diese Serie geht wieder von langen Bellaute aus, die durch zunehmende Beschleunigung in kurze, schnelle Bellaute übergehen. Der Anfangsrhythmus dieser Serie ist aber schneller, und die Beschleunigung setzt früher ein als in der ersten. In diese Bellfolge setzt das Männchen mit dem Jauchzer-I-Motiv ein und stimmt gleich danach in die kurzen, schnellen Bellaute des Weibchens mit ein. In dieser Phase der Sequenz zeigen beide Paarpartner die für den locomotion call typische schnelle Fortbewegung.

Die schnelle Bellserie beider Tiere geht danach in vereinzelte kurze Bellaute (Typ c, kBl) über; und schliesslich setzen die Bellaute ganz aus.

Beide Tiere äussern nun Heullaute (das Weibchen unter anderem einen langen Heullaut); diejenigen des Männchens stellen die Einleitung zum Jauchzer-II-Motiv dar, mit dem die Duettsequenz abgeschlossen wird.

Obwohl manche Weibchen die Tendenz haben, diesen Jauchzer mit einigen kurzen Bellaute (Typ c) zu begleiten, sind diese Laute sehr variabel, sowohl in ihrem Auftreten als auch in ihrer zeitlichen Beziehung zu den vorangehenden Lautäusserungen. Daher wird hier der Schluss der Duettsequenz willkürlich auf das Ende des Jauchzer-II-Motivs festgelegt.

Die Duettsequenz ist also ein komplexes, geordnetes Interaktionsgefüge zwischen den beiden Partnern eines Paares: Zu bestimmten, voraussagbaren Zeitpunkten im Ablauf der Sequenz äussert jedes Tier ganz bestimmte Lauttypen in ganz bestimmter Anordnung, und mit bestimmten Abschnitten der Sequenz gehen ganz bestimmte Fortbewegungsweisen einher. Die Abfolge dieser Interaktionen verläuft bei allen untersuchten Paaren nach demselben Muster.

Die Duettsequenz ist aber nicht völlig unveränderlich; mannigfaltige Abwandlungen vom oben beschriebenen, typischen Muster sind möglich. Diese Abwandlungen treten vorwiegend zu Beginn des Gesanges auf; die ersten Duettsequenzen nehmen fast nie den typischen Verlauf, sondern werden meist abgebrochen ('abortions', HAIMOFF, 1981:142ff).

Die ersten Ansätze zu Duettsequenzen bestehen meist aus einigen wenigen langen Bellauten des Weibchens, deren Zahl im Verlauf von weiteren Duettsequenzen progressiv gesteigert wird. Diesen noch unbeschleunigten Bellserien fehlen oft die für die Einleitung der Duettsequenz typischen Männchen-Laute. Während der ersten Bellserien kann ein Einsatz des Männchens überhaupt fehlen oder aus kurzen, schnellen Bellauten (Typ. b, loc) bestehen. In den folgenden, noch unvollständigen Duettsequenzen treten zunehmend auch Jauchzer-II-Einsätze auf. Schliesslich erhalten die Sequenzen die typischen Einleitungslaute durch das Männchen, und die langen Bellaute werden in beschleunigten Serien abgegeben, mehrere Serien werden mitunter zusammenhängend gesungen. Dann endlich erfolgen die typischen Einsätze des Männchens (Schrei, Jauchzer-I-Motiv).

Die Duettsequenz macht also im Laufe des Gesanges eine Entwicklung durch, die von einzelnen, langen Bellauten unter progressiver Ausarbeitung zum beschriebenen, komplexen Duettmuster führt. Diese Entwicklung muss aber keinen völlig kontinuierlichen Verlauf nehmen; Rückfälle von einer einmal erreichten komplexeren Form der Duettsequenz auf ein einfacheres Stadium treten vor allem zu Beginn des Gesanges regelmässig auf. Ähnliche Fluktuationen beschreiben GOUSTARD & DEMARS (1973:181) von der Entwicklung der frequenz-modulierten Motive ('segments' bei GOUSTARD & DEMARS) vom männlichen Rotwangen-Schopfgibbon (*Hylobates concolor gabriellae*).

Auch die einmal etablierte Duettsequenz kann im weiteren Gesangsverlauf noch gewissen Veränderungen unterliegen. Wenn nach den anfänglich unvollständigen Duetten die Sequenz einmal ihre typische Form erreicht hat, bleibt sie aber im wesentlichen konstant bis zum Schluss des Gesanges (Fig. 5), obwohl abgebrochene Duettsequenzen auch später gelegentlich vorkommen können.

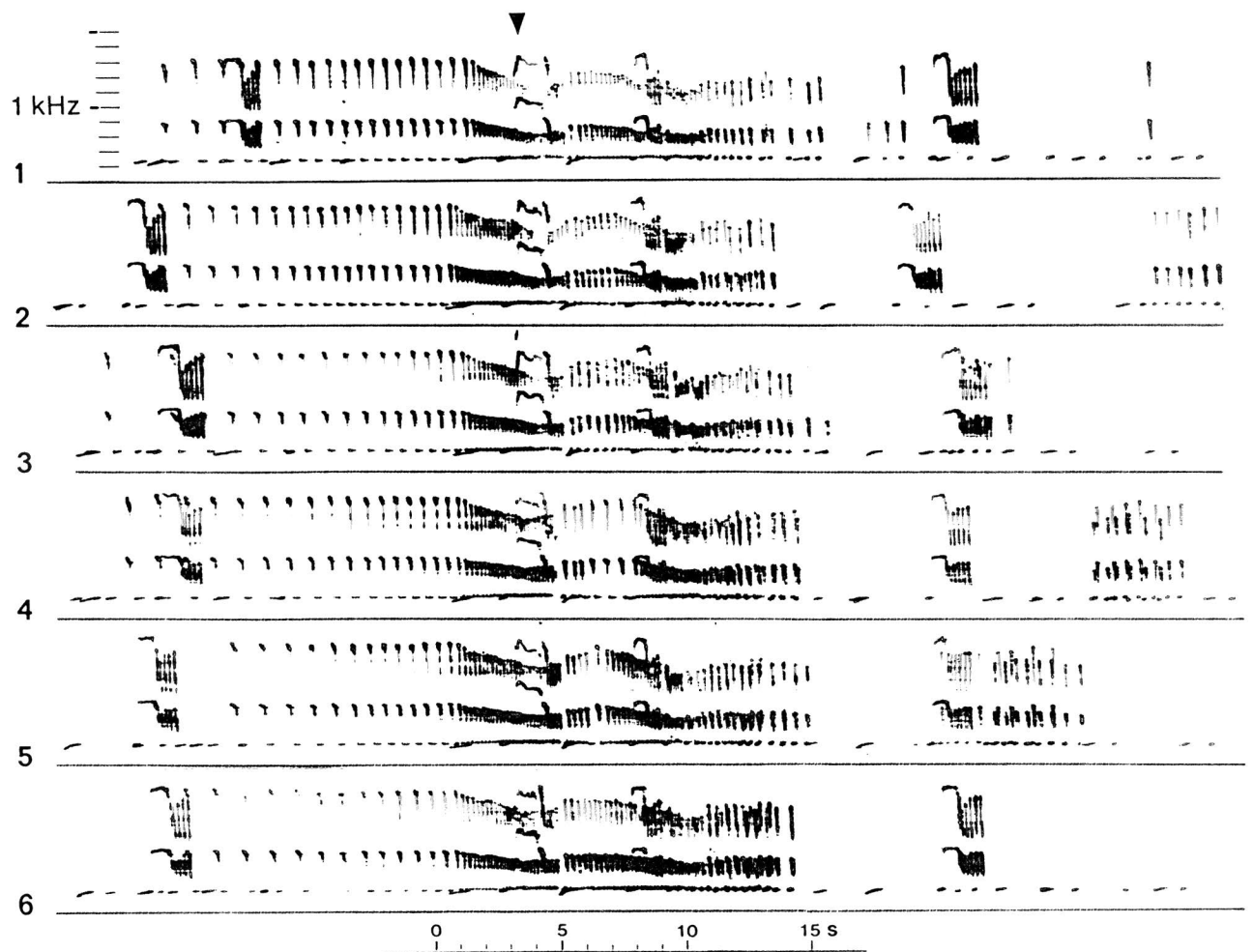


Fig. 5: Die ersten 6 Duettsequenzen nach Erreichen ihrer konstanten Form (erster Schreieinsatz des Männchens) und die jeweils anschließenden organizing sequences aus einem Gesang vom Paar Bh+Ga (11.9.1981).

Die Sonagramme sind fortlaufend zu lesen. Die Duettsequenzen sind in der Abbildung so aufeinander ausgerichtet, dass jeweils die Schreieinsätze (Pfeil) des Männchens Bh genau untereinander zu liegen kommen.

Zusätzlich zu den bereits erwähnten individuellen Unterschieden in der Struktur einzelner Lautelemente lassen sich verschiedene Tiere auch am Lautmuster der typischen Duettsequenz individuell erkennen, so zum Beispiel Männchen an der Zahl der am Jauchzer-Motiv beteiligten Bellaute, Weibchen an der Dauer ihrer Bellserien, dem Verlauf der Beschleunigung usw. (weitere Beispiele finden sich bei CHIVERS, 1974:238ff; FOX, 1977:458; LAMPRECHT, 1970:197).

In der Duettsequenz folgt nicht nur die Reihenfolge der einzelnen Lauttypen einem fixen Muster, sondern auch die Zeitabstände zwischen verschiedenen Lautelementen bleiben bei einem Paar konstant. Die Dauer dieser Intervalle zeigt individuelle Unterschiede (LAMPRECHT, 1970:195). So war der Rhythmus der ersten Bellserie beim Weibchen Ra fast doppelt so schnell wie bei Vr, die gleich nebenan sang. Der Abstand vom ansteigenden Heullaut zum Jauchzer-I-Motiv betrug beim Männchen Na im Durchschnitt 3.16 sec, bei Bh 2.6 sec ($p < 0.01$; Mann-Whitney U Test).

Definitionsgemäss sind die Laute der Paarpartner im Duettgesang zeitlich und/oder motivlich verschränkt. Die beiden Partner eines Siamang-Paares beginnen und beenden nicht nur gleichzeitig dieselben Sequenzen, auch innerhalb der Sequenzen besteht ein komplexes Gefüge von gleichzeitig geäusserten Lauttypen und festen zeitlichen Beziehungen zwischen verschiedenen Lautäusserungen beider Partner. Um diese konstanten Lautbeziehungen zu erhalten, müssen beide Partner ihre Lautgebung synchronisieren, das heisst, sie müssen aufeinander Bezug nehmen. In der Duettsequenz fand LAMPRECHT (1970:193) mindestens 4 Stellen, an denen dies geschieht. HAIMOFF (1981) vermutet, dass zudem die Heullautpaare des Männchens zu Beginn der Duettsequenz die Bellserie des Weibchens initiieren, und dass während der Bellserie ähnliche Heullautpaare die Beschleunigung

der Serie hervorrufen können. Auch in den Lautbeziehungen der Paarpartner finden sich paar-individuelle Eigenschaften (LAMPRECHT, 1970:196f). Die Frage, inwieweit diese paarspezifischen Besonderheiten in der Duettsequenz auf individuellen Merkmalen der Sänger beruhen, oder inwieweit sie auf gegenseitige Anpassung zurückzuführen sind, wird in den folgenden Abschnitten zu beantworten versucht.

3. RESULTATE DER UMPAARUNGSVERSUCHE

3.1 ALLGEMEINE BEOBACHTUNGEN ZU DEN NEUGEBILETEDEN PAAREN

3.1.1 Paar Na+Vr

Na wurde gleich nach seiner Ankunft in Studen (am 14.7.1981) um 19.15 h zum Weibchen Vr in den Aussenkäfig gelassen. Na näherte sich sogleich mehrmals seiner neuen Partnerin, die sich zu Beginn stets entfernte, oft mit demonstrativem Imponiergehabe, wie es sonst vor allem im Zwischen-Gruppen-Konflikt auftrat (siehe unten: Abschn. 3.6). Dazu schlug sie beim Hangeln mehrmals mit beiden Füßen laut gegen die Käfiggitter, oder sie lief auf allen Vieren im Stützgang (´quadrupedal "crutching" walk´, BALDWIN & TELEKI, 1976:80) durch den Käfig, wobei sie bei jedem Schritt mit beiden Füßen kräftig auf den Boden stampfte. Das Nachbarpaar Bb+Ra beobachtete die Vorgänge während der ersten halben Stunde aufmerksam und zog sich dann in seine Schlafboxen zurück. 80 min nach dem Zusammenlassen sassen Na und Vr erstmals kurz nebeneinander; bei einer Annäherung von Na, 10 min später, präsentierte Vr erstmals (´sexual present´, BALDWIN & TELEKI, 1976:40). Noch ein paar Mal folgte Na Vr durch den Käfig, zeigte auch einmal ein kurzes Imponierverhalten, und beide sassen noch zweimal kurz zusammen. Um 22.10 h liessen sich beide Tiere auf Stangen in entgegengesetzten Enden des Käfigs zur Nachtruhe nieder.

Bereits am folgenden Tag entwickelten beide Tiere ein Verhalten, das kaum von dem anderer, langjährig verpaarter Siamangs

zu unterscheiden war. Beide Tiere sassen sehr oft und lange zusammen, Vr groomte Na häufig und ausgiebig. Bereits vom ersten Morgen an beteiligte sich Na an sämtlichen Siamang-Gesängen.

Die erste beobachtete Paarung fand am 4.9.1981 statt (also 50 Tage nach der Umpaarung), weitere folgten. Eine Konzeption dürfte zwischen dem 6. und 15.12.1981 erfolgt sein, also etwa 5 Monate nach der Umpaarung. Na starb am 19.5.1982. Vr gebar am 1.8.1982 ein junges Weibchen, das sie nun allein aufzieht.

3.1.2 Paar Bh+Ga

Nach der Umpaarung in Studen fand einen knappen Monat später in Zürich die zweite Umpaarung statt. In der Zwischenzeit war die ehemalige Partnerin von Na, das Weibchen Ga, allein gehalten worden. In dieser Zeit konnte weder ein Rückgang noch ein Anstieg ihrer Gesangstätigkeit festgestellt werden.

Am Morgen des 12.8.1981 sollte in dem geräumigen Aussenkäfig, in dem sich zu diesem Zeitpunkt das Paar Bh+Ch aufhielt, die Neuverpaarung von Bh und Ga vorgenommen werden. Um zu verhindern, dass Bh beim Herauslassen von Ga zu ihr in den kleinen Innenkäfig stürmte, wo bei eventuell auftretenden Komplikationen nur wenige Möglichkeiten zum Ausweichen für die Tiere und zum Eingreifen für das Zoopersonal bestanden, sollte zuerst Ga allein in den Aussenkäfig gelassen werden. Dazu musste zuvor Bh, zusammen mit Ch, vorübergehend seinen Innenkäfig aufsuchen. Dies war nicht leicht zu erreichen und führte dazu, dass Bh, endlich im Innenkäfig angelangt, einen Gesang startete.

Ga wurde in den Aussenkäfig gelassen, wo sie die den Gesang einleitenden Grunzlaute und dann erste Bellaute von sich gab. Gleich darauf, um 10.05 h, wurde Bh, der mittlerweile bereits zwei Duettsequenzen gesungen hatte, zu ihr in den Aussenkäfig gesperrt. Sobald die beiden Tiere zusammen waren, stoppte Ga ihren Gesang, während Bh die begonnene organizing sequence über mehrere Minuten ausdehnte. Der ganze Gesang von Bh wurde von ausserordentlich intensivem Herumtoben im Käfig begleitet. Bereits nach 2 min präsentierte Ga zum ersten Mal kurz gegen Bh. Nach weiteren 6 min

setzten Ga, und etwas später im Innenkäfig Ch, in den Gesang ein, der nach etwa 9 min zur ersten typischen, von beiden neuverpaarten Tieren zusammen gesungenen Duettsequenz führte.

Auch nach dem Gesang setzte Bh sein intensives Herumhangeln, gelegentlich zu kurzem Herumtoben gesteigert, noch längere Zeit fort. Etwa 15 min nach Beendigung des Gesanges kletterte Ga, als Bh einen kurzen Moment ruhig am Gitter hing, von oben langsam zu ihm herab, ständig präsentierend und sich von Zeit zu Zeit nach ihm umschauend, hielt ihm ihre Genitalregion direkt vor die Nase und setzte sich ihm schliesslich förmlich auf den Schoss, worauf sich Bh entfernte. Innerhalb von 4 min wiederholte Ga dieses Verhalten 4 mal. Es handelte sich um das ausgeprägteste und intensivste Präsentierverhalten, das ich je bei einem Gibbon gesehen hatte. Bh reagierte darauf entweder damit, dass er davonhangelte, oder sie mit den Händen oder den Füßen wegstiess.

Das als Paarungsaufforderung interpretierte Verhalten wurde von Ga fast während des ganzen Tages in Abständen von mehreren Minuten wiederholt. Während Bh anfangs noch häufiger mit einem Rückzug reagierte, wurde Ga, als ihre Annäherungen nicht nachliessen, von Bh zunehmend mit mehr oder weniger sanften Arm- oder Beinbewegungen, Drohmimik und Bissen in den Rücken bedacht, worauf sie ihrerseits zunehmend mit kurzem Herumtoben im Käfig reagierte. Zweimal präsentierte Ga, als Bh am Boden des Käfigs sass, worauf er sie in offensichtlicher Spielabsicht mit Armen und Beinen umklammerte und beide Tiere ringend am Boden herumrollten. Ein drittes Mal umklammerte er sie mit beiden Beinen von hinten, worauf Ga typische Paarungslaute auszustossen begann und rhythmische

Friktionsbewegungen zeigte. Bh reagierte mit intensiver Drohmimik, sie ebenfalls; nach einem kurzen, aggressiven Schlagaustausch floh das Weibchen.

Über die Mittagszeit groomte Bh zum ersten Mal seine neue Partnerin. Gegen Abend liess die Häufigkeit, mit der Ga präsentierte, nach; das Verhalten ging auch im Verlauf der folgenden Tage zurück, während die gegenseitige Körperpflege zunahm, und sich das Paarverhalten zunehmend normalisierte. Beide Tiere sangen nach der Umpaarung ausschliesslich gemeinsam. Am 26.8.1981 hatte Ga die in Abschn. 2.4 erwähnte Frühgeburt, am 30.9.1981, also 35 Tage nach der Geburt und 49 Tage nach der Umpaarung, wurden erste Paarungen beobachtet. Trotz einigen wenigen weiteren Paarungen scheint es bis zum Niederschrift dieser Arbeit (6.1983) noch nicht zur Konzeption gekommen zu sein.

3.2 DUETT-VARIANTEN

3.2.1 Methoden und Definitionen

Unvollständig oder untypisch ausgeführte Duettsequenzen (bzw. great call sequences) traten bei allen untersuchten Siamang-Paaren auf. Sie wurden auch bei anderen Gibbonarten festgestellt (z.B. HAIMAOFF, in press; eigene Beob.). Nach einem untypischen Beitrag des Männchens zur Duettsequenz (z.B. Einsatz des Schreies vor die extreme Beschleunigung der ersten Bellserie des Weibchens), wurde die Sequenz oft entweder sofort abgebrochen, oder aber dergestalt fortgesetzt, dass der untypische Einsatz 'korrigiert' wurde: Im oben genannten Beispiel brach das Männchen entweder seinen Schrei mitten im Laut ab und wartete auf die Beschleunigung der Bellserie seiner Paarpartnerin, wo er einen zweiten Schrei dann in typischer Weise platzierte. Das Weibchen konnte nach dem untypischen Schreieinsatz des Männchens auch sofort die Beschleunigung seiner Bellserie in verkürzter Form 'nachholen' und eine zweite Serie starten, in die dann das Männchen in typischem Abstand zu seinem untypischen Schrei seinen Jauchzer-I einsetzte, so dass im Endeffekt eine etwas verkürzte Duettsequenz entstand.

Es schien also ein vielversprechender Ansatz zur Beantwortung der Eingangs gefassten Fragestellung zu sein, die Zahl und die Form untypischer Duettsequenzen in verschiedenen Phasen der Umpaarung zu vergleichen, da zu erwarten war, dass sich eventuell einstellende Schwierigkeiten der Synchronisation des Duettgesanges zwischen zwei neuverpaarten Siamangs hierin manifestieren würden.

Zur Beschreibung der verschiedenen beobachteten Formen von Duettsequenzen wurden 33 Duettvarianten definiert. Es wurden neben der typischen Form der Duettsequenz (siehe Abschn. 2.7) willkürlich die auffälligsten Abweichungen von derselben als Varianten gewählt; ihre Zahl liesse sich beliebig erweitern. Wenn eine Duettsequenz gleichzeitig in verschiedenen Kriterien von der typischen Form abwich, wurde sie auch gleichzeitig verschiedenen Varianten zugeordnet.

Analysiert wurden nur solche Gesänge, von denen sämtliche Duettsequenzen als auswertbare Tonbandaufnahmen vorlagen. Da sich eine Duettsequenz im Gesangsverlauf erst einmal zu ihrer typischen Form entwickeln muss, wurden nur solche Sequenzen verglichen und ausgewertet, die aus einem Abschnitt nach dieser anfänglichen Aufbauphase eines Gesanges entstammten. Der Abschnitt im Gesangsverlauf, wo sich die Form der Duettsequenz stabilisiert hatte, war in den Gesängen der Siamang-Paare vor ihrer Umpaarung jeweils etwa dann erreicht, wenn das Männchen seinen ersten Schrei produziert hatte. Es gelangten also hier keine Duettsequenzen zur Auswertung, die im Gesangsverlauf vor dem ersten Schrei des Männchens produziert wurden.

In der folgenden Liste sind die verwendeten Duettvarianten zusammengestellt und beschrieben. Als Bellserie wird hier eine rhythmische Folge aus mehr als 7 langen Bellauten (Typ a) oder eine beschleunigte Folge solcher Bellaute bezeichnet. Bellserien werden nur von Weibchen geäußert. Als Reaktion des Weibchens auf einen Männchen-Laut wird hier sofortige Beschleunigung, Verlangsamung oder der Neubeginn einer laufenden Bellserie bezeichnet.

Verwendete Abkürzungen:

- kB1 kurze Bellaute (Typ c), mehr als 2 Lautelemente
des Typs in Folge.
- loc kurze schnelle Bellaute (Typ b), mehr als 3
Lautelemente des Typs in Folge.
- J Jauchzer-Motiv, wobei J-I = Typ I, J-II = Typ II.

Folgende Duettvarianten wurden unterschieden:

- D1 Das Weibchen singt nur eine Bellserie bis zum Schrei des Männchens.
- D2 Das Weibchen singt zwei Bellserien bis zum Schrei des Männchens.
- D3 Das Weibchen singt drei Bellserien bis zum Schrei des Männchens.
- D4 Das Weibchen singt während der Duettsequenz des Männchens bis zum Einsatz des loc nur kurze Bellaute (kBl oder loc).
- D5 Das Weibchen singt während der Duettsequenz des Männchens überhaupt nicht.
- D6 Das Weibchen singt nach dem Schrei des Männchens anstelle einer neuen Bellserie nur loc, mit oder ohne anschließende kBl.
- D7 Das Weibchen singt nach dem Schrei des Männchens nur 1 bis 3 kurze Bellaute (Typ c), dann, nach einer Pause, wieder kBl während dem loc des Männchens.
- D8 Das Weibchen singt nach dem Schrei des Männchens nur kBl, ohne Pause vor dem loc des Männchens.
- D9 Das Männchen beginnt die Duettsequenz vor dem Weibchen, d.h. setzt mit dem Schrei ein vor Beginn der ersten Bellserie des Weibchens.
- D10 Das Männchen setzt mit dem Schrei verfrüht in eine Bellserie des Weibchens ein, d.h. nach weniger als 12 langen Belllauten und/oder nicht in eine beschleunigte Phase der Bellserie.
- D11 Das Männchen setzt in eine Bellserie des Weibchens mit einem J-II ein, worauf das Weibchen eine sofortige

Reaktion zeigt.

- D12 Das Männchen setzt in eine Bellserie des Weibchens mit kBl ein, worauf das Weibchen eine sofortige Reaktion zeigt.
- D13 Das Männchen setzt in eine Bellserie des Weibchens mit loc (mit oder ohne anschliessendem kBl) ein, worauf das Weibchen eine sofortige Reaktion zeigt.
- D14 Das Weibchen singt eine Duettsequenz (eine oder mehrere zusammenhängende Bellserien) ohne Duettsequenz des Männchens, das Männchen bringt aber einen oder mehrere untypische Einsätze (J-II, loc, kBl).
- D15 Das Weibchen singt eine Duettsequenz ohne einen Einsatz (J-II, loc, kBl) des Männchens.
- D16 Das Weibchen bricht eine Bellserie und damit die Duettsequenz ab nach dem Einsatz eines J-II vom Männchen.
- D17 Das Weibchen bricht eine Bellserie und damit die Duettsequenz ab nach dem Einsatz eines loc (mit oder ohne anschliessende kBl) vom Männchen.
- D18 Das Weibchen bricht eine Bellserie und damit die Duettsequenz ab nach dem Einsatz eines kBl vom Männchen.
- D19 Das Männchen lässt in seiner Duettsequenz den J-I aus, geht also nach dem Schrei zum loc über.
- D20 Das Männchen lässt in seiner Duettsequenz den loc aus, geht also nach seinem J-I zu kBl oder direkt zum Schlussjauchzer (J-II) über.
- D21 Das Männchen lässt in seiner Duettsequenz den Schlussjauchzer (J-II) weg.

- D22 Das Männchen setzt in eine der dem Schrei vorangehenden Bellserien mit einem loc (mit oder ohne anschliessende kBl) ein.
- D23 Das Männchen setzt in eine der dem Schrei vorangehenden Bellserien mit kBl ein.
- D24 Das Männchen setzt in eine der dem Schrei vorangehenden Bellserien mit einem J-II ein, der zum Beginn einer neuen Bellserie führt, so dass es sich also nicht um den in Abschn. 2.6 beschriebenen Initialjauchzer handeln kann.
- D25 Das Männchen bricht einen bereits begonnenen Schrei ab, d.h. die zweite Phase des Lautes fehlt.
- D26 Das Weibchen startet nach dem typischen J-I einer Duettsequenz eine oder mehrere weitere Bellserien oder bellt ohne Reaktion (Beschleunigung) auf den J-I weiter, ohne dass das Männchen eine neue Duettsequenz beginnt. Das Männchen kann daraufhin seine Duettsequenz nach dem J-I abbrechen, oder mehr oder weniger vollständig ausführen.
- D27 Das Weibchen startet nach dem typischen J-I einer Duettsequenz eine oder mehrere weitere Bellserien oder bellt ohne Reaktion (Beschleunigung) auf den J-I weiter. Das Männchen setzt mit einer weiteren Duettsequenz ein.
- D28 Phasenverschobene Duettsequenz: Das Männchen setzt mit seinem Schrei erst in die letzte Bellserie der Weibchen-Duettsequenz ein (das Weibchen singt in diesen Fällen in der Regel synchron mit der Nachbargruppe). Während darauf das Weibchen zum für seine Duettsequenz typischen loc übergeht, singt das Männchen noch den Rest seiner Duettsequenz (J-I → loc → kBl → J-II). Das Weibchen beginnt nach dem Schrei des Männchens keine anschliessende Bellserie mehr.

- D29 Phasenverschobene Duettsequenz, wie D28; das Weibchen beginnt aber nach dem Schrei des Männchens noch eine weitere Bellserie.
- D30 Das Männchen bricht nach einem Schrei oder einem halben seine Duettsequenz ab, das Weibchen setzt seine fort. Das Männchen singt darauf eine zweite Duettsequenz, diese aber phasenverschoben zum Weibchen, wie D28.
- D31 Das Männchen bricht nach einem Schrei oder einem halben seine Duettsequenz ab, das Weibchen setzt seine fort. Das Männchen singt darauf eine zweite Duettsequenz, diese aber phasenverschoben zum Weibchen, wie D28, das Weibchen beginnt aber nach dem zweiten Schrei des Männchens noch eine weitere Bellserie.
- D32 Das Männchen bricht nach einem Schrei oder einem halben seine Duettsequenz ab, das Weibchen beginnt eine neue Bellserie und beide singen eine vollständige Duettsequenz.
- TD Typische Duettsequenz (siehe Abschn. 2.6).
Häufigste Form der Duettsequenz bei etablierten Paaren, hier dadurch definiert, dass keines der Bestimmungskriterien von D2 bis D32 auf sie zutrifft.
- D6-8 Das Weibchen singt nach dem Schrei des Männchens keine Bellserie mehr. Diese Variante fasst D6, D7 und D8 zusammen.
- D14+15 Das Weibchen singt eine Duettsequenz (eine oder mehrere zusammenhängende Bellserien) ohne Duettsequenz des Männchens. Diese Variante fasst D14 und D15 zusammen.
- D16-18 Das Weibchen bricht eine Bellserie und

damit eine Duettsequenz ab nach einem untypischen Einsatz (J-II, loc, kBl) des Männchens. Die Variante fasst D16, D17 und D18 zusammen.

D26-27 Das Weibchen startet nach dem J-I einer Duettsequenz eine oder mehrere weitere Bellserien oder bellt ohne Reaktion (Beschleunigung) auf den J-I weiter. Die Variante fasst D26 und D27 zusammen.

D27/30-32 Das Männchen beginnt zwei Schreie während einer ununterbrochenen Folge von Bellserien. Die Variante fasst D27, D30, D31 und D32 zusammen.

Zusätzlich wurden noch zwei quantitative Gesangsparameter in diese Untersuchung mit einbezogen:

N Anzahl der begonnenen Bellserien des Weibchens pro Gesang. Als begonnene Bellserien werden rhythmische Folgen von mehr als zwei langen Belllauten (Typ a) bezeichnet. Eine Folge von mehreren ununterbrochen aneinander gereihten Bellserien wird nur einmal gezählt.

AD Anzahl der verschiedenen Abwandlungen von der typischen Duettsequenz (Varianten D2 bis D32), die pro Gesang verwendet werden.

Für jeden Gesang wurde die absolute Häufigkeit ausgezählt, mit der die verschiedenen Duettvarianten auftraten. Zum Vergleich der Häufigkeiten wurden für jede Duettvariante relative Werte berechnet, indem ihre absolute Häufigkeit durch die Anzahl der im entsprechenden Gesang (bzw. der entsprechenden Umpaarungsphase)

begonnenen Bellserien (Gesangsparameter N) dividiert wurde. Das Verhältnis von absoluter Häufigkeit der Variante (Dx) zu absoluter Häufigkeit von Duettsequenzen, die nicht dieser Variante entsprachen (‘nicht-Dx’, = N minus Dx) wurde für verschiedene Umpaarungsphasen statistisch verglichen. Sofern die Erwartungswerte grösser als 4 waren, wurde der Chi-Quadrat Test verwendet, andernfalls der ‘Fisher exact probability’-Test. Die Werte der Gesangsparameter (N, AD) in den verschiedenen Umpaarungsphasen wurden mit dem Mann-Whitney U Test verglichen.

3.2.2 Resultate 1: Umpaarung Na+Ga→Na+Vr

Die hier analysierten Gesänge aus der Zeit vor der Umpaarung (V) verteilen sich über den Zeitraum vom 13.12.1980 bis zum 23.5.1981. Die Umpaarung von Na erfolgte am 14.7.1981, die Gesänge danach (N) sind verteilt über den Zeitraum vom 15.7.1981 bis zum 21.11.1981, und wurden während drei mehrtägigen Beobachtungsblocks N1, N2 und N3 gesammelt, die je einen unterschiedlichen Zeitraum erfassen (Tab. 1).

	Umpaarungs- phase	Zeitraum	Anzahl untersuchter Gesänge
a)	V	13.12.1980–23. 5.1981	7
	N1	15. 7.1981–21. 7.1981	19
	N2	3. 9.1981– 4. 9.1981	3
	N3	21.11.1981–24.11.1981	8
b)	V	13.12.1980–23. 5.1981	7
	N1	12. 8.1981– 2. 9.1981	9
	N2	10. 9.1981– 10.1981	6
	N3	28.12.1981– 1. 4.1982	8

Tab. 1: Die zur Untersuchung der Duettvarianten ausgewerteten Gesänge und ihre Einteilung in verschiedene Phasen vor und nach der Umpaarung:

a) Na+Ga→Na+Vr und

b) Na+Ga→Bh+Ga.

V = vor der Umpaarung, N1-N3 = nach der Umpaarung.

Von den 33 definierten Duettvarianten traten in den Gesängen mit dem Männchen Na insgesamt 30 auf. Die Varianten D5, D9 und D12 wurden in den Duettgesängen mit diesem Tier nicht gefunden. Von den 30 aufgetretenen Duettvarianten entsprechen 2 typischen Duettsequenzen (D1 und TD), die übrigen 28 untypischen.

Die relativen Häufigkeiten der Duettvarianten in den verschiedenen Umpaarungsphasen sind in Tab. 2, die Ergebnisse aus dem statistischen Vergleich der Häufigkeiten in Tab. 3

zusammengestellt.

Ein Vergleich der Gesänge vor der Umpaarung mit denjenigen aus der ersten Woche danach (Vergleich V-N1) zeigte eine signifikante Veränderung ($p \leq 0.034$) für 5 der 28 Varianten, die untypischen Duettsequenzen entsprechen (Duettvarianten D6, D7, D14, D17, D28). Davon stiegen die Varianten D6 und D28 in ihrer Häufigkeit an ($p < 0.01$), während die Duettvarianten D7, D14 und D17 zurückgingen ($p \leq 0.034$). 8 Varianten (D6, D23, D24, D28, D29, D30, D31, D32) traten überhaupt nur in der Umpaarungsphase N1 auf, vorher und nachher nicht. 2 Varianten (D16, D18) traten nur vor der Umpaarung (V) auf.

Ein Vergleich der Gesänge vor der Umpaarung mit denjenigen aus der Zeit von 4 Monaten nach der Umpaarung (Vergleich V-N3) zeigte signifikante Unterschiede in der Häufigkeit von 2 Varianten, die untypischen Duettsequenzen entsprechen: Variante D14 war in ihrer Häufigkeit zurückgegangen ($p < 0.05$), D21 angestiegen ($p < 0.01$). Die beiden Duettvarianten, die typischen Duettsequenzen entsprechen (D1, TD), waren ebenfalls signifikant häufiger geworden ($p < 0.001$); die beiden Gesangsparameter (N, AD) waren signifikant zurückgegangen ($p < 0.01$).

Umpaarungs- phase	relative Häufigkeit der Duettvarianten													Gesangsparameter																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	TD	AD	N	N/ Gesang				
V	.41	.19	.12	.02			.05	.03		.02																								
N1	.45	.28	.05	.01		.20		.01		.05																								
N2	.63	.11						.07					.11																					
N3	.83	.06	.06																															
N2+N3	.75	.08	.03							.03			.02																					
V	.22	.08	.03	.15	.03	.10	.02	.02	.03				.02																					
N1	.06	.07		.04		.05	.01	.02	.01	.01	.01	.01	.08																					
N2	.11	.19				.11		.07					.11																					
N3	.06			.08		.08	.03	.22					.08																					
N2+N3	.05	.08		.05		.06	.02	.16					.06																					
V							.31	.07	.22																									
N1	.01	.16	.04	.03	.01	.02	.13	.21	.04	.03	.07	.36	.80	59	168	8.8																		
N2							.22	.07		.04	.44	.48	27	9																				
N3	.06						.06		.08	.08	.64	.64	36	4.5																				
N2+N3	.03											.56	.57	63	5.3																			

Tab. 2: Relative Häufigkeit der Duettvarianten (Dx, TD) und der Gesangsparameter (AD, N) in den verschiedenen Phasen der Umpaarung Na+Ga → Na+Vr.
Die relative Häufigkeit einer Variante ist ihre absolute Häufigkeit pro angefangene Bellserien (N).

verglichene Umpaarungs- phasen	Duettvarianten												
	D1	D2	D3	D4	D5	D6	D7	D8	D9	D10	D11	D12	D13
V-N1		<0.2	<0.1			<0.001	0.034						
N1-N2	<0.1	<0.1				<0.02		0.169					
N2-N3	<0.1												
V-N3	<0.001	<0.1											
V- (N2+N3)	<0.001	<0.1	<0.1										
	D14	D15	D16	D17	D18	D19	D20	D21	D22	D23	D24	D25	D26
V-N1	<0.001		0.133	<0.01	0.133	<0.2			0.101			0.135	
N1-N2		<0.1											
N2-N3		0.023						<0.2					
V-N3	<0.05							<0.01					
V- (N2+N3)	<0.01			<0.01				<0.01					
	D27	D28	D29	D30	D31	D32	TD	Gesangsparameter					
								AD	N				
V-N1		<0.01					<0.2						
N1-N2		0.0002											
N2-N3							<0.2						
V-N3							<0.001	<0.01	<0.01				
V- (N2+N3)							<0.001	<0.01	<0.05				

Tab. 3: Irrtumswahrscheinlichkeiten (p) aus dem Vergleich der Häufigkeiten der Duettvarianten (Dx, TD) und der Gesangsparameter (AD, N) in verschiedenen Phasen der Umpaarung $Na+Ga \rightarrow Na+Vr$. Dort, wo in der Tabelle keine Werte eingetragen sind, liess sich ein Unterschied nicht statistisch absichern ($p > 0.2$). Testverfahren siehe Text.

In Fig. 6 sind die Veränderungen der relativen Häufigkeiten für einige der Duettvarianten im Umpaarungsverlauf dargestellt. Die Abbildung veranschaulicht unterschiedliche Häufigkeitsveränderungen der einzelnen Varianten: So nehmen D1, D21 und TD nach der Umpaarung laufend zu, D25 nimmt sofort zu und bleibt auf dem neuen Niveau, D2, D6 und D28 nehmen nur während der Umpaarung sprunghaft zu, und D14 nimmt nach der Umpaarung laufend ab.

Fig. 7 zeigt die Abnahme der angefangenen Bellserien (N) nach der Umpaarung von Na.

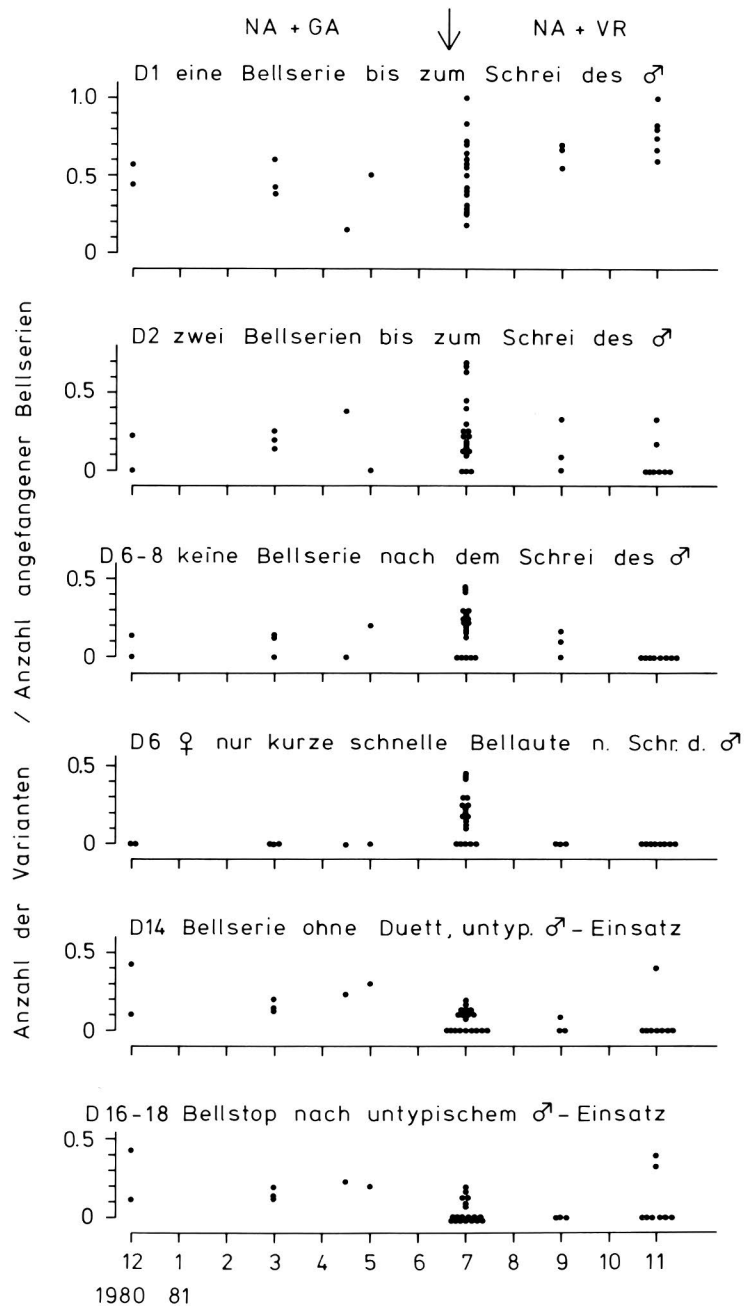


Fig. 6: Relative Häufigkeit einiger Duettvarianten in verschiedenen Phasen der Umpaarung $Na+Ga \rightarrow Na+Vr$. Jeder Punkt entspricht einem analysierten Gesang, der Pfeil (oben) gibt den Zeitpunkt der Umpaarung von Na an (14.7.1981). Die einzelnen Varianten werden im Text beschrieben.

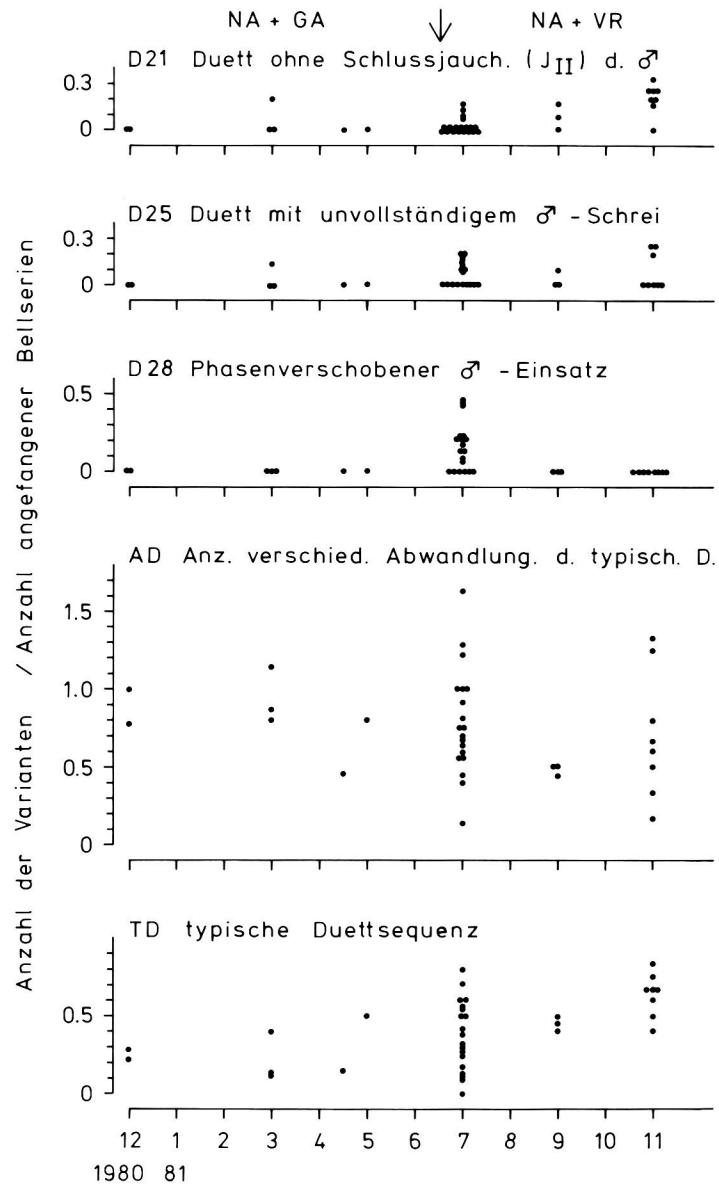


Fig. 6: (Fortsetzung)

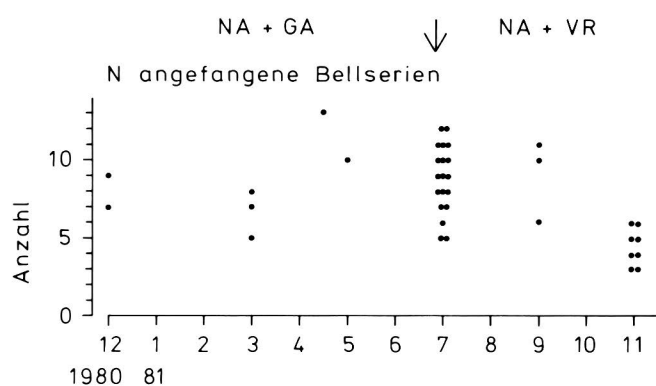


Fig. 7: Absolute Häufigkeit des Gesangsparameters N in verschiedenen Phasen der Umpaarung $Na+Ga \rightarrow Na+Vr$. Jeder Punkt entspricht einem analysierten Gesang, der Pfeil (oben) gibt den Zeitpunkt der Umpaarung von Na an (14.7.1981). Beschreibung des Parameters siehe Text.

3.2.3 Resultate 2: Umpaarung Na+Ga \leftrightarrow Bh+Ga

Die hier analysierten Gesänge aus der Zeit vor der Umpaarung (V) sind mit denen der ersten Umpaarung identisch. Die Umpaarung von Bh erfolgte am 12.8.1981. Die Gesänge danach (N) verteilen sich über den Zeitraum vom 12.8.1981 bis zum 1.4.1982 und wurden willkürlich in drei etwa gleich grosse Gruppen aufgeteilt, N1, N2 und N3, die je einen unterschiedlichen Zeitraum erfassen (siehe Tab. 1).

Von den 33 definierten Duettvarianten traten in den Gesängen mit dem Weibchen Ga insgesamt 26 auf (die Varianten D26 bis D32 wurden in den Gesängen mit diesem Tier nicht gefunden). Von den 26 aufgetretenen Duettvarianten entsprechen 2 typischen Duettsequenzen (Varianten D1 und TD), die übrigen 24 untypischen Duettsequenzen. Die relativen Häufigkeiten der Duettvarianten in den verschiedenen Umpaarungsphasen sind in Tab. 4, die Ergebnisse aus dem statistischen Vergleich der Häufigkeiten in Tab. 5 zusammengestellt.

Umpaarungs- phase	relative Häufigkeit der Duettvarianten													Gesangsparameter																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	27	28	29	30	31	32	14+15	6-8	16-18	26-27	27/ 30-32	TD	AD	N	N/ Gesang			
V	.41	.19	.12	.02			.05	.03		.02			.02																		
N1	.72	.11	.02	.01	.01	.01	.01	.07	.02	.07	.04	.01	.02																		
N2	.82	.05					.06				.04		.02																		
N3	.80	.12	.01				.11	.02		.06	.01		.01																		
N2+N3	.77	.09	.01				.03	.04	.01	.04	.04	.01	.01																		
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26																		
V	.22	.08	.03	.15	.03	.10	.02	.02	.03				.02																		
N1	.07	.04	.05	.03				.02	.03	.01	.02		.02																		
N2	.06	.04	.04	.02			.01	.04	.02		.03		.02																		
N3	.05	.02	.03	.02			.01	.05	.01				.02																		
N2+N3	.04	.04	.05	.03				.03	.03	.01	.03		.02																		
V							.31	.07	.22				.25													.78	59	8.4			
N1							.04	.09	.08				.46												.46	134	14.9				
N2							.10	.06	.06				.74												.31	101	16.8				
N3							.07	.13	.05				.56												.31	128	16				
N2+N3													.58												.40	235	15.7				

Tab. 4: Relative Häufigkeit der Duettvarianten (Dx, TD) und der Gesangsparameter (AD, N) in den verschiedenen Phasen der Umpaarung $Na+Ga \rightarrow Bh+Ga$.

Die relative Häufigkeit einer Variante ist ihre absolute Häufigkeit pro angefangene Bellserie (N).

verglichene Umpaarungs- phasen	Duettvarianten												
	D1	D2	D3	D4	D5	D6	D7	D8	D9	D10	D11	D12	D13
V-N1	<0.001	<0.2	<0.01										0.166
V- (N1+N2)	<0.001	<0.05	<0.001										
N1-N2	<0.1	<0.1					<0.1	0.011					0.006
N2-N3		<0.1											0.017
V-N3	<0.001		<0.001				<0.2						
	D14	D15	D16	D17	D18	D19	D20	D21	D22	D23	D24	D25	D26
V-N1	<0.01	<0.2		<0.01	0.185	<0.001							
V- (N1+N2)	<0.001	<0.2		<0.001		<0.001							
N1-N2													
N2-N3												0.169	
V-N3	<0.001	<0.1		<0.001		<0.001							
	D27	D28	D29	D30	D31	D32	TD	Gesangsparameter					
								AD	N				
V-N1							<0.001		<0.01				
V- (N1+N2)							<0.001						
N1-N2							<0.02						
N2-N3							<0.01						
V-N3							<0.001	<0.1	<0.01				

Tab. 5: Irrtumswahrscheinlichkeiten (p) aus dem Vergleich der Häufigkeiten der Duettvarianten (Dx, TD) und der Gesangsparameter (N, AD) in den verschiedenen Phasen der Umpaarung Na+Ga → Bh+Ga. Dort, wo in der Tabelle keine Werte eingetragen sind, liess sich ein Unterschied nicht statistisch absichern (p>0.2). Testverfahren siehe Text.

Ein Vergleich der Gesänge vor der Umpaarung mit denjenigen aus den ersten 20 Tagen danach zeigte eine signifikante Häufigkeitsveränderung für 4 der 24 Varianten, die untypischen Duettsequenzen entsprechen; alle 4 Varianten (D3, D14, D17, D19) gingen in ihrer Häufigkeit zurück ($p < 0.01$). 5 der Varianten (untypische Duettsequenzen) traten überhaupt nur in der Umpaarungsphase N1 auf (Varianten D5, D6, D9, D12, D23), vorher und nachher nicht, während zwei andere der Duettvarianten (D18, D19) nur vor der Umpaarung auftraten (Phase V). Die beiden Varianten, die typischen Duettsequenzen entsprechen (D1, TD), stiegen in ihrer Häufigkeit signifikant an ($p < 0.001$), ebenso der Gesangsparameter N ($p < 0.01$).

Nach einer Zeit von 4 bis 8 Monaten nach der Umpaarung hatten sich, im Vergleich mit den Gesängen vor der Umpaarung (Vergleich V-N3) die Häufigkeiten von 6 Duettvarianten signifikant verändert: Die Varianten D3, D14, D17 und D19 waren alle seltener geworden ($p < 0.001$). Dagegen waren die beiden Varianten, die typische Duettsequenzen repräsentierten (Varianten D1, TD) signifikant angestiegen ($p < 0.001$), ebenso der Gesangsparameter N ($p < 0,01$).

Die Veränderungen der relativen Häufigkeiten im Umpaarungsverlauf sind für einige der Duettvarianten in Fig. 8 dargestellt. Es handelt sich um dieselben Varianten, die in Fig. 6 für die Umpaarung $\text{Na+Ga} \rightarrow \text{Na+Vr}$ aufgezeichnet sind, so dass ein direkter Vergleich möglich ist. Auch hier verändern sich die Häufigkeiten der einzelnen Varianten unterschiedlich: D1 und TD nehmen bei der Umpaarung sprunghaft zu und bleiben auf dem erreichten Niveau. Während D14, D16-18 und der Gesangsparameter AD

gleich nach der Umpaarung abnehmen, zeigt D2 eine solche Abnahme nur vorübergehend. Die Varianten D6, D6-8, D21 und D25 bleiben in ihrer Häufigkeit etwa konstant, während D28 völlig fehlt.

Die absolute Anzahl angefangener Bellserien pro Gesang (N) nahm nach der Umpaarung sofort zu und blieb fast auf demselben Niveau (Fig. 9).

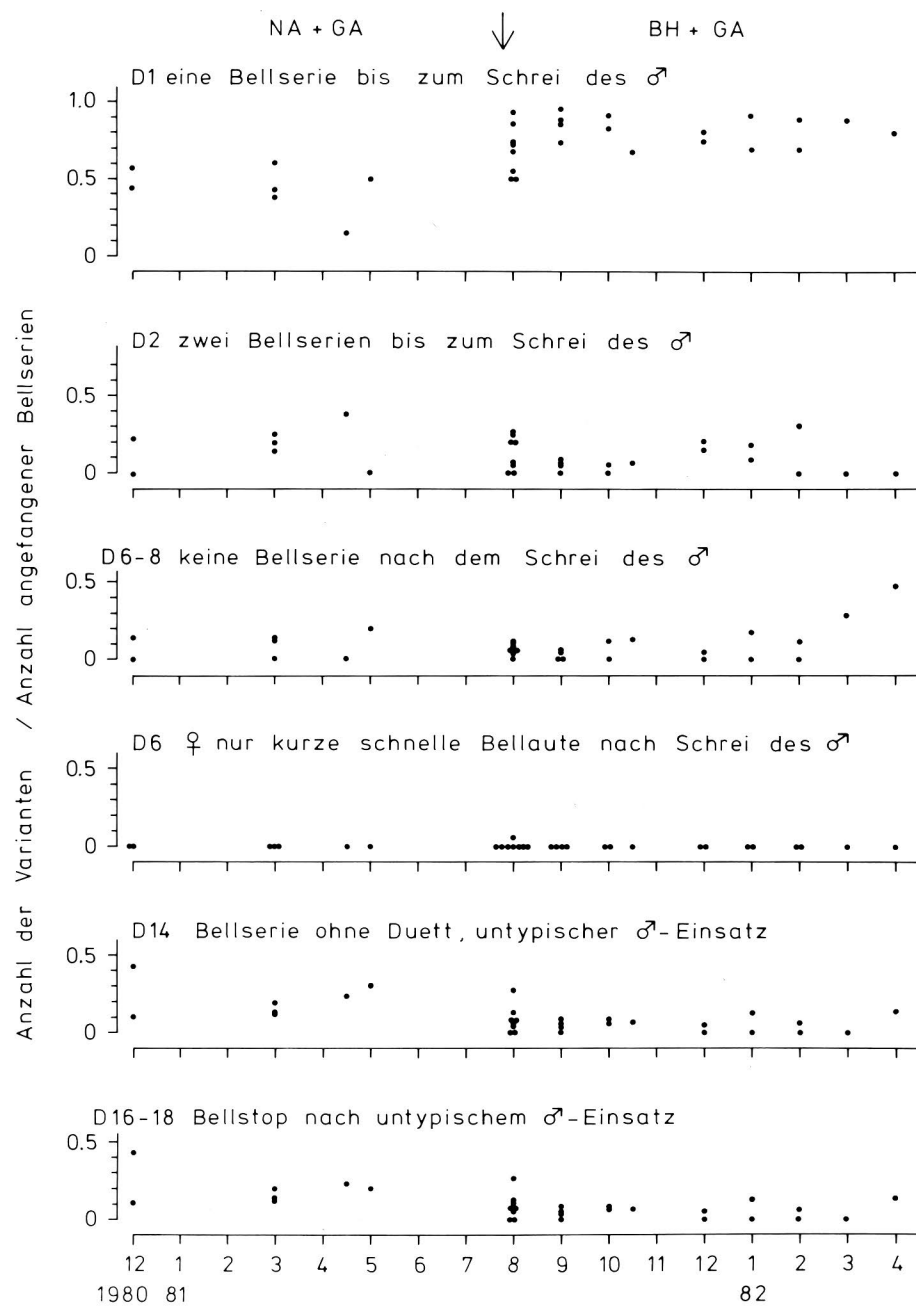


Fig. 8: Relative Häufigkeit einiger Duettvarianten in verschiedenen Phasen der Umpaarung Na+Ga→Bh+Ga. Jeder Punkt entspricht einem analysierten Gesang, der Pfeil (oben) gibt den Zeitpunkt der Umpaarung von Ga an (12.8.1981). Die einzelnen Varianten werden im Text beschrieben.

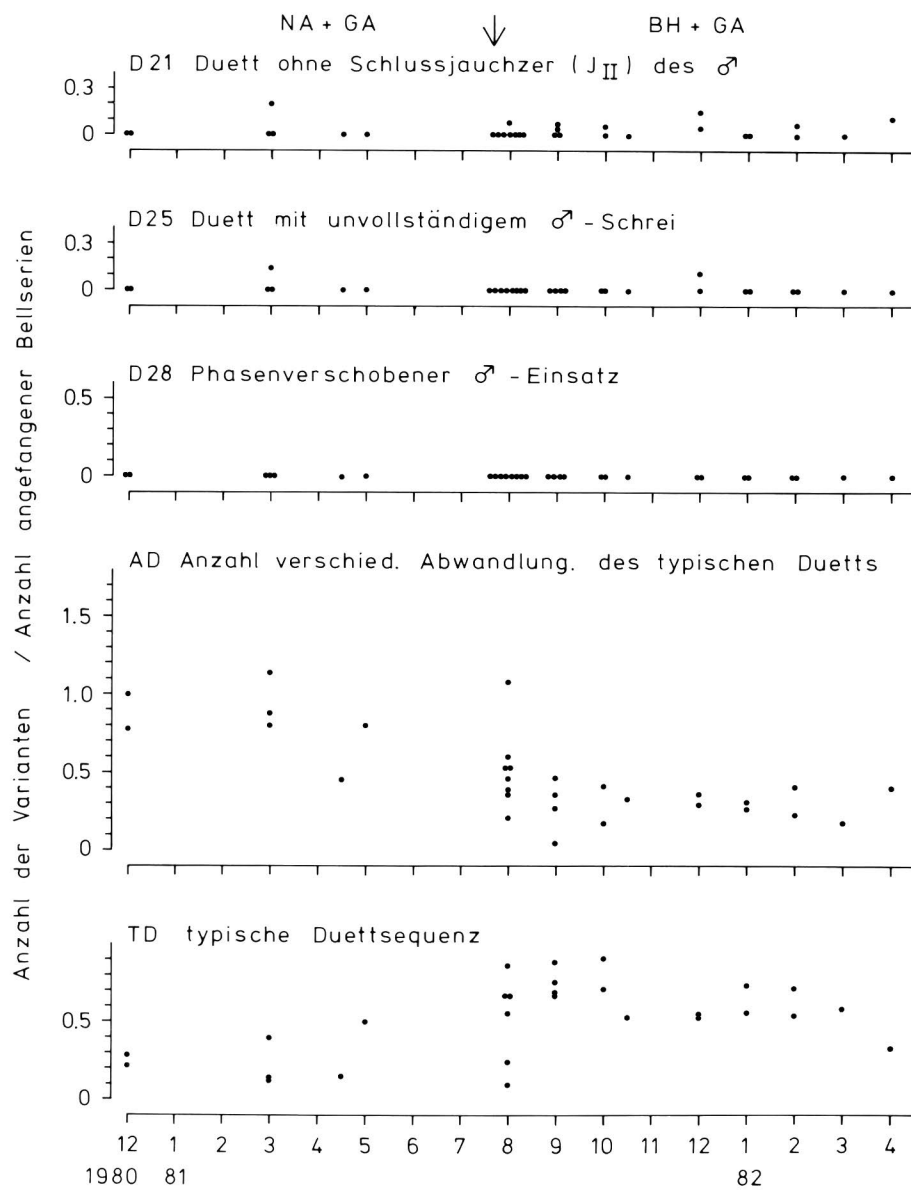


Fig. 8: (Fortsetzung)

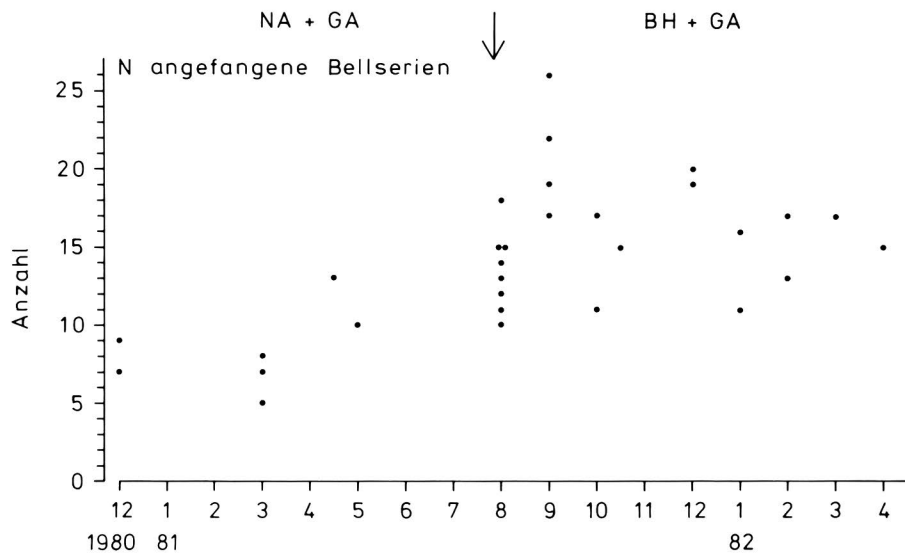


Fig. 9: Absolute Häufigkeit des Gesangsparameters N in verschiedenen Phasen der Umpaarung $Na+Ga \rightarrow Bh+Ga$. Jeder Punkt entspricht einem analysierten Gesang, der Pfeil (oben) gibt den Zeitpunkt der Umpaarung von Ga an (12.8.1981). Beschreibung des Parameters siehe Text.

3.3 QUANTITATIVE DUETTPARAMETER

3.3.1 Methoden und Definitionen

Anhand der aus den Umpaarungen entstandenen zwei neuen Paare konnten die Eigenschaften des Duettgesanges des Männchens Na mit zwei verschiedenen Partnerinnen (Ga und Vr) und die des Weibchens Ga mit zwei verschiedenen Partnern (Na und Bh) verglichen werden. In mehreren Gesängen des Paares Na+Ga wurden an typischen Duettsequenzen (TD, definiert nach den in Abschn. 3.2 aufgeführten Kriterien) 19 quantitative Parameter bestimmt und mit denen der typischen Duettsequenzen von Na+Vr und Bh+Ga verglichen. Für alle Vergleiche wurde der MANN-WHITNEY U Test verwendet.

Als Parameter wurden sowohl Zeitintervalle zwischen spezifischen Lauten in der Duettsequenz ausgemessen (15 Parameter) als auch die Elementzahl bestimmter Lautfolgen ausgezählt (4 Parameter). Als Zeitintervall zwischen zwei Lauten wird hier die Zeit bezeichnet, die vom Beginn des ersten bis zum Beginn des zweiten Lautes verstreicht. Die Zeitmessungen wurden mit einer Stoppuhr bei vierfach verlangsamter Wiedergabe der Tonbandaufnahme vorgenommen.

Um festzustellen, inwieweit diese einfache Methode die erforderlichen Genauigkeitsansprüche zur Klärung der eingangs gefassten Fragestellung zu erfüllen imstande war, wurden mit einem Amplituden-Schreiber (SCHWARZER U 4000) aus zwei Gesängen von Na die Oszillogramme von 18 verschiedenen Intervallen vom Parameter 16

(siehe unten) hergestellt (bei natürlicher Wiedergabegeschwindigkeit der Tonbandaufnahme und einem Messblattlauf des Schreibers von 50mm/sec) und ausgemessen. Dieselben Intervalle wurden nun mit der Stoppuhr nochmals gemessen und mit den Werten der ersten Messmethode verglichen (Tab. 6). Ein statistisch signifikanter Unterschied zwischen den Resultaten der beiden Messmethoden konnte nicht festgestellt werden (t Test für gepaarte Stichproben, $t=0.46$, $df=17$).

Eines der Intervalle wurde zusätzlich mehrmals an verschiedenen Tagen und zu verschiedenen Tages- und Nachtzeiten wiederholt mit der Stoppuhr ausgemessen. Die durch die Ungenauigkeit der Messmethode erhaltene Variabilität der Resultate ($sd=0.031$ sec, $V=1.02\%$) beträgt nur etwa $1/5$ der Variabilität, die das Tier selber (siehe Tab. 6) in entsprechende Intervalle einbringt. Da die Ungenauigkeit der Messmethode also wesentlich geringer ist als die durch die Ungenauigkeit des einzelnen Sängers verursachten Intervallschwankungen, erscheint mir die Methode ausreichend genau zur Bestimmung individuentypischer Zeitintervalle, aber auch paarspezifischer Lautbeziehungen, die ja auch nicht präziser sein dürften, als die Intervalle eines Einzeltieres.

x	tx(sec)	ty(sec)	d(ty-tx) (sec)
1	3.14	3.18	.04
2	3.16	3.20	.04
3	3.17	3.18	.01
4	2.86	2.93	.07
5	3.52	3.48	- .04
6	3.44	3.45	.01
7	3.04	3.05	.01
8	3.04	3.00	- .04
9	3.09	3.05	- .04
10	3.08	3.10	.02
11	3.34	3.15	- .19
12	2.99	2.99	0
13	3.09	3.10	.01
14	3.20	3.24	.04
15	3.11	3.19	.08
16	2.97	2.93	- .04
17	3.21	3.18	- .03
18	3.00	2.93	- .07
\bar{x} (sec)	3.14	3.13	
sd(sec)	0.165	0.158	
V (%)	5.25	5.05	

Tab. 6: Vergleich der Messungen von 18 Zeitintervallen (Parameter 16) mittels Amplituden-Schreiber (Werte tx) und mittels Stoppuhr (Werte ty).

In der folgenden Liste sind die verwendeten quantitativen Duettparameter zusammengestellt und kurz beschrieben (vergl. Fig. 10):

- 1 Zeit vom letzten ansteigenden Heullaut vor Beginn einer Bellserie bis zum ersten langen Bellaut des Weibchens.
- 2 Zeit vom ersten bis zum sechsten langen Bellaut in der ersten Bellserie der Duettsequenz.
- 3 Zeit vom ersten langen Bellaut bis zum nächsten langen oder ansteigenden Heullaut des Männchens.
- 4 Zeit vom ersten langen Bellaut bis zum Schrei des Männchens.
- 5 Zeit vom letzten langen oder ansteigenden Heullaut des Männchens bis zum Schrei des Männchens.
- 6 Anzahl langer und/oder ansteigender Heullaute des Männchens in der Bellserie des Weibchens vor dem Schrei des Männchens.
- 7 Anzahl der kurzen Bellaute des Männchens nach seinem Schrei (= Bestandteile des Schreimotivs).
- 8 Zeit vom Schrei des Männchens bis zum Jauchzer-I des Männchens.
- 9 Zeit vom ansteigenden Heullaut des Männchens vor seinem Jauchzer-I bis zum Jauchzer-I.
- 10 Zeit vom Schrei des Männchens bis zum ansteigenden Heullaut des Männchens vor seinem Jauchzer-I (errechnet aus 8 minus 9).
- 11 Anzahl der kurzen Bellaute des Männchens nach seinem Jauchzer-I (= Bestandteile des Jauchzer-I-Motivs).

- 12 Zeit vom Jauchzer-I des Männchens bis zum Anfang seines locomotion calls.
- 13 Zeit vom Anfang des locomotion calls des Männchens bis zum nächsten langen (oder bei Vr ansteigenden) Heullaut des Weibchens.
- 14 Zeit vom Anfang des locomotion calls des Männchens bis zum nächsten ansteigenden Heullaut des Männchens.
- 15 Zeit vom langen (oder bei Vr ansteigenden Heullaut) des Weibchens nach dem locomotion call bis zum ansteigenden Heullaut des Männchens (errechnet aus 14 minus 13).
- 15a Zeit vom ansteigenden Heullaut des Männchens nach dem locomotion call bis zum langen (oder bei Vr ansteigenden) Heullaut des Weibchens (errechnet aus 13 minus 14).
Sehr selten.
- 16 Zeit vom ansteigenden Heullaut des Männchens bis zum Jauchzer-II des Männchens.
- 17 Anzahl der kurzen Bellaute des Männchens nach seinem Jauchzer-II (= Bestandteile des Jauchzer-II-Motivs).
- 18 Zeit vom letzten Jauchzer-II des Männchens bis zum ersten langen Bellaut des Weibchens (zu Beginn der Duettsequenz).
- 19 Dauer der Duettsequenz, hier definiert als Zeit vom Beginn der ersten Bellserie des Weibchens bis zum Jauchzer-II des Männchens (als Näherungswert errechnet aus $4+8+12+14$).

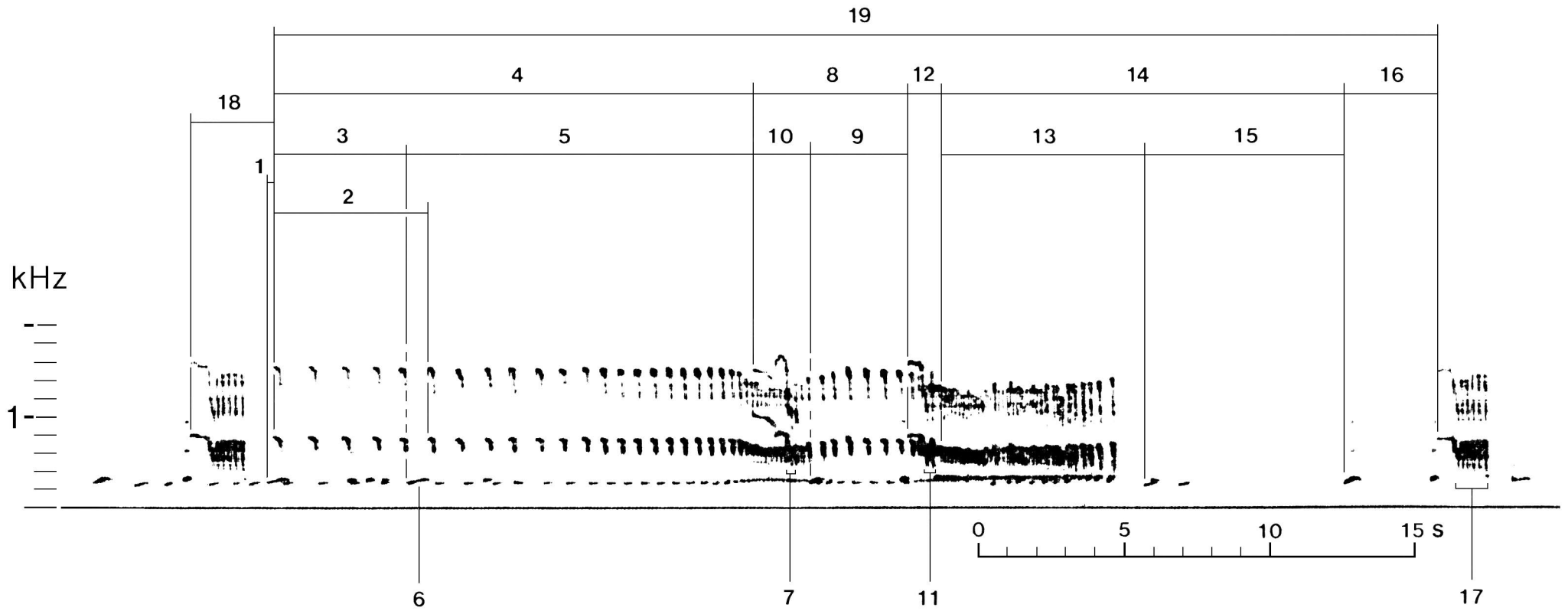


Fig. 10: Zeitintervalle und Lautfolgen, die als quantitative Duettparameter ausgewertet wurden, gezeigt am Beispiel einer Duettsequenz des Paares Na+Ga vom 13.12.1981.

3.3.2 Resultate 1: Umpaarung Na+Ga \rightarrow Na+Vr

Die Durchschnittswerte für die einzelnen ausgewerteten Duettparameter sind in Tab. 7 zusammengestellt. Alle Parameter wurden für diese Umpaarung verglichen.

Ein signifikanter Unterschied wurde nur für den Parameter 13 festgestellt ($p < 0.01$), ein Zeitintervall, das nach der Umpaarung länger war als vorher, eine Veränderung, die allerdings auf die unterschiedlichen Eigenschaften der hier ausgetauschten Weibchen Ga und Vr zurückzuführen sein dürfte. Es wurden keine Hinweise auf Veränderungen in den Gesangseigenschaften des Männchens Na gefunden. Höchstens trendmässig war eine Veränderung bei Parameter 16 zu erkennen ($p < 0.1$), ein Intervall, das sich zu verkürzen schien.

Duett- parameter	Paar						Vergleich der Paare	
	Na + Ga		Na + Vr		Bh + Ga		Na + Ga → Na + Vr	Na + Ga → Bh + Ga
	\bar{x}	n	\bar{x}	n	\bar{x}	n		
1	5.056	16	4.418	17	2.477	17	n.s.	n.s.
2	4.978	16	5.084	18	4.118	15	n.s.	<0.01
3	2.692	9	3.903	10	—	—	n.s.	—
4	15.785	16	14.056	17	10.709	16	n.s.	<0.01
5	10.455	8	8.789	10	2.058	10	n.s.	<0.01
6	1.267	15	1.25	16	2.182	11	n.s.	<0.05
7	2.071	14	1.556	9	1.538	13	n.s.	n.s.
8	5.265	16	5.245	19	4.797	17	n.s.	<0.01
9	3.162	16	3.13	10	2.636	13	n.s.	<0.01
10	2.103	16	2.131	10	2.183	13	n.s.	n.s.
11	2.533	15	2.286	14	5.583	12	n.s.	<0.01
12	0.941	16	1.088	13	1.502	13	n.s.	n.s.
13	7.209	15	8.749	12	7.268	10	<0.01	n.s.
14	13.983	15	13.090	12	8.112	13	n.s.	<0.01
15	6.699	15	4.428	11	—	—	n.s.	—
16	3.022	16	2.897	17	2.830	13	<0.1	<0.01
17	7.4	15	7.588	17	6.077	13	n.s.	<0.01
18	10.576	16	13.56	15	17.747	16	n.s.	n.s.
19	35.322	15	34.078	12	24.429	13	n.s.	<0.01

Tab. 7: Vergleich der Messwerte der quantitativen Duettparameter für die beiden Umpaarungen Na+Ga→Na+Vr und Na+Ga→Bh+Ga mit dem MANN-WHITNEY U Test. Die Parameter 3 und 15 waren beim Paar Bh+Ga nicht eindeutig messbar.

n = Anzahl untersuchter typischer Duettsequenzen.

Die Mittelwerte gelten für Lautintervalle in sec, mit Ausnahme der Parameter 6, 7, 11 und 17, welche den direkten Häufigkeiten von Lauten entsprechen (siehe Definition).

3.3.3 Resultate 2: Umpaarung Na+Ga→Bh+Ga

Die Durchschnittswerte für die einzelnen ausgewerteten Duettparameter sind in Tab. 7 zusammengestellt. Es wurden hier nur 17 Parameter verglichen. Die Parameter 3 und 15 waren beim Paar Bh+Ga oft nicht sicher zu bestimmen und wurden daher nicht in den Vergleich mit einbezogen.

12 der Duettparameter unterschieden sich statistisch signifikant vor und nach der Umpaarung: Parameter 2, 4, 5, 8-12, 14, 16, 17 und 19 ($p < 0.01$) und Parameter 6 ($p < 0.05$). Von den drei Parametern für Lautfolgen nahmen nach der Umpaarung zwei höhere Werte an (Parameter 6 und 11), einer niedrigere (Parameter 17). Die 9 Parameterwerte für Zeitintervalle wurden alle kleiner.

Mit einer Ausnahme können alle Veränderungen in den Parameterwerten mit individuellen Unterschieden im Gesang der ausgetauschten Männchen erklärt werden: Die Duettsequenz von Na war zeitlich gedehnter als die seines Nachfolgers, was in den entsprechenden Intervallen zum Ausdruck kommt. Die Veränderung im Parameter 2 jedoch (das Intervall zwischen den langen Bellauten des Weibchens Ga wurde kürzer) lässt sich nur durch eine Änderung im Weibchen Ga erklären.

3.4 LAUTTYPEN DER ORGANIZING SEQUENCE

3.4.1 Methoden und Definitionen

Ähnlich wie die Duettsequenzen scheinen auch die organizing sequences zu Beginn eines Gesanges besonders stark zu variieren. Es wurden daher nur die organizing sequences verglichen, die zeitlich nach derjenigen Stelle folgten, an der sich die Duettsequenz stabilisiert hatte. Zu diesem Zweck wurden also analog zum Vorgehen bei der Untersuchung der Duettsequenzen (Abschn. 3.2) all diejenigen Sequenzen, die vor dem ersten Schreieinsatz des Männchens lagen, vom Vergleich ausgeschlossen.

Aufgrund der grossen Variabilität der organizing sequences im selben Gesang auch nach dieser willkürlich festgelegten Stelle erschien es wünschenswert, bei einem Vergleich der verschiedenen Umpaarungsphasen zu berücksichtigen, von welcher Stelle im Gesang die verglichenen Sequenzen stammten. Alle organizing sequences, die im Gesang dem ersten Schrei des Männchens folgten, wurden durchnummeriert, sodass die Sequenzen gleicher Nummer in verschiedenen Gesängen verglichen werden konnten.

Als Vergleichsparameter wurde die Häufigkeit einzelner Lauttypen gewählt; der Einfachheit halber wurde lediglich zwischen vier Lauttypen unterschieden:

J Jauchzer-II-Motive. Alle zum Jauchzer-II-Motiv gehörigen Laute fielen unter diesen Parameter und wurden nicht nochmals in andere Parameter miteinbezogen.

loc locomotion calls: mehr als 3 kurze, schnelle
Bellaute (Typ b) in Folge.

kBl Folgen von mehr als zwei kurzen Bellauten
mit langsamem Rhythmus (Typ c).

booms Heullautfolgen, die mindestens zwei lange
oder ansteigende Heullaute enthielten.

Für jede organizing sequence wurde die Häufigkeit bestimmt, mit der die einzelnen Typen auftraten. Solange keine Laute eines anderen Typs dazwischen lagen, wurde jede noch so lange Lautfolge als ein einmaliges Auftreten eines Typs gezählt.

Für beide Männchen Na und Bh wurden die medianen Häufigkeiten der 4 Typen in jeder organizing sequence an mehreren Gesängen vor den Umpaarungen mit den entsprechenden Häufigkeiten nach den Umpaarungen verglichen. Die ausgewerteten Gesänge wurden willkürlich in mehrere Gruppen eingeteilt, die je einen unterschiedlichen Zeitraum aus dem Umpaarungsverlauf repräsentieren, wobei die Zeitphasen vor der Umpaarung als V, diejenigen danach als N bezeichnet werden (siehe Tab. 8).

	Umpaarungs- phase	Zeitraum	Anzahl untersuchter Gesänge
a)	V	26.12.1980-23. 5.1981	6
	N1	15. 7.1981-21. 7.1981	9
	N2	3. 9.1981- 4. 9.1981	3
	N3	21.11.1981-24.11.1981	8
b)	V1	22.10.1980-12. 3.1981	7
	V2	8. 6.1981-10. 8.1981	6
	N1	12. 8.1981- 2. 9.1981	7
	N2	10. 9.1981- 10.1981	6
	N3	28.12.1981- 1. 4.1982	8

Tab. 8: Die zur Untersuchung der organizing sequence ausgewerteten Gesänge und ihre Einteilung in verschiedene Phasen der Umpaarung:

a) Na+Ga→Na+Vr und

b) Bh+Ch→Bh+Ga.

V(1,2) = vor der Umpaarung, N1-N3 = nach der Umpaarung.

3.4.2 Resultate

Von den 4 Lauttypen veränderten sich bei der Umpaarung von Na (Na+Ga→Na+Vr) 2 in ihrer Häufigkeit pro organizing sequence signifikant (Vorzeichentest, $p=0.008$); beide, kB1 und booms, nahmen nach der Umpaarung in ihrer Häufigkeit zu (Fig. 11).

Bei der Umpaarung von Bh veränderten sich von denselben Typen 3 in ihrer Häufigkeit pro organizing sequence. Die Häufigkeit von J und loc nahm nach der Umpaarung ab (Vorzeichentest, $p<0.001$ für J, resp. $p=0.027$ für loc), während sie für booms zunahm ($p<0.001$)(Fig. 11).

Die Abbildungen in Fig. 11 zeigen zudem, dass die organizing sequence kein stabiles Lautgefüge aufweist, sondern sich in ihrer Lautzusammensetzung im Gesangsverlauf verändert. So ging die Anzahl Jauchzer pro organizing sequence in den Gesängen von Bh mit zunehmender Zahl bereits gesungener Sequenzen zurück, während zumindest nach der Umpaarung die Anzahl der loc und kB1 abzunehmen schien. Bei Na dagegen schien nach der Umpaarung die Anzahl der booms pro organizing sequence im Gesangsverlauf anzusteigen.

Die Veränderungen, welchen die Häufigkeiten der Lauttypen pro Sequenz im Gesangesverlauf unterworfen waren, könnten in einer tatsächlichen Veränderung der Anzahl Lauttypen pro Zeiteinheit begründet sein; es wäre aber auch denkbar, dass sich lediglich die Länge der organizing sequence veränderte, was bei gleichbleibender Lauthäufigkeit pro Zeiteinheit indirekt ebenfalls zu einer veränderten Häufigkeit der Lauttypen pro Sequenz führen würde.

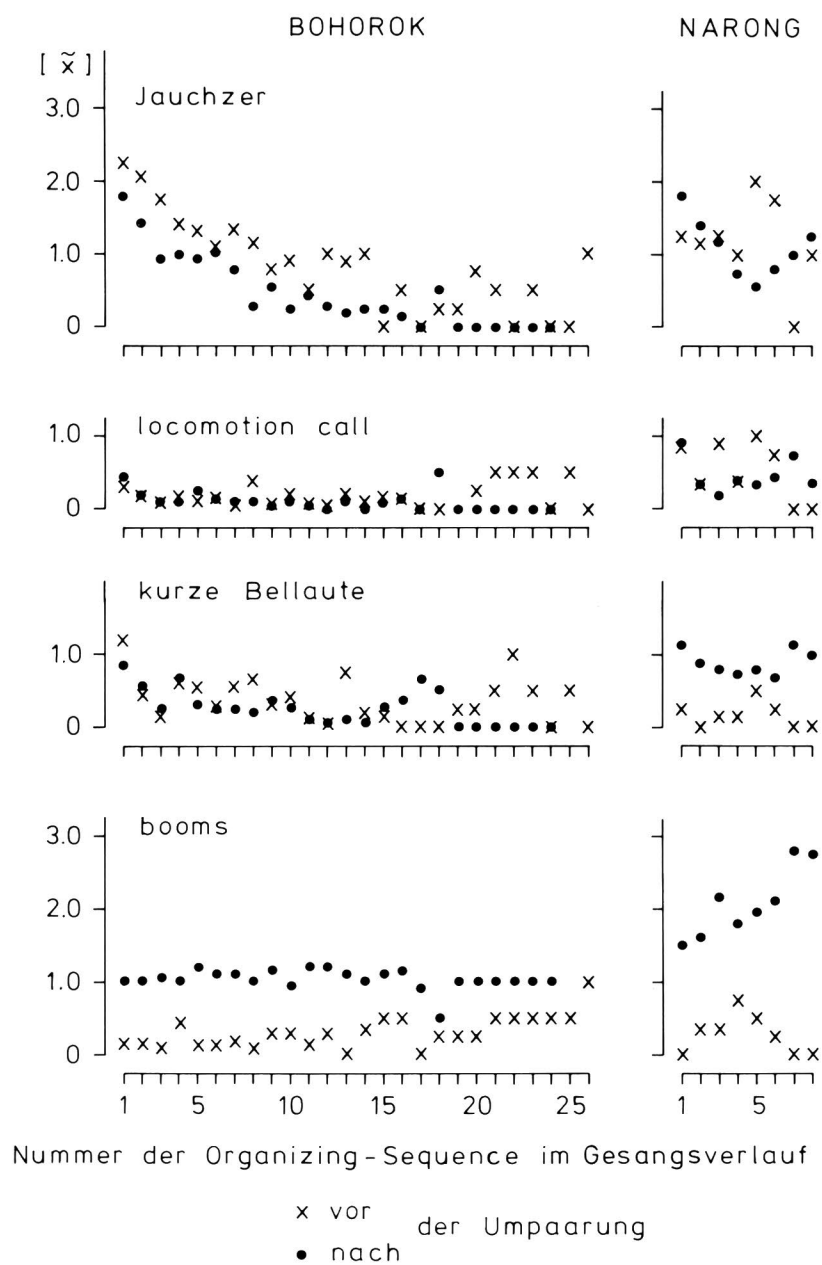


Fig. 11: Häufigkeit der Lauttypen Jauchzer, locomotion call, kurze Bellaute und booms in den organizing sequences der Siamang-Männchen Bh (Bohorok) und Na (Narong) vor und nach ihrer Umpaarung.

Zwei Gesänge von Bh ebenso wie 5 von Na, für die die Dauer der einzelnen organizing sequences ausgemessen wurde, liessen als Tendenz erkennen, dass die Dauer der Sequenz am Gesangsbeginn (nach dem ersten Schrei des Männchens) im Durchschnitt etwas kürzer und stabiler war als gegen den Schluss des Gesanges. Aufgrund der geringen Stichprobengrösse lässt sich dieser Befund allerdings nicht verallgemeinern.

Die medianen Häufigkeiten der einzelnen Typen wurden auch summarisch für ganze Umpaarungsphasen bestimmt und in Fig. 12 aufgetragen. Sie zeigen Trends in der Zusammensetzung der Sequenz in Abhängigkeit vom Umpaarungsverlauf.

Der Einwand, dass die veränderten Typenhäufigkeiten lediglich die Folge einer veränderten Sequenzdauer sein könnten, gilt natürlich nicht nur für Veränderungen in Abhängigkeit vom Gesangsverlauf, sondern auch für diejenigen in Abhängigkeit des Umpaarungsverlaufs. Deshalb wurden alle 4 Lauttypen paarweise in den verschiedenen Umpaarungsphasen mit dem Chi-Quadrat Test gegeneinander verglichen. Wenn die beobachteten Veränderungen in den Häufigkeiten der Lauttypen pro organizing sequence allein von einer unterschiedlichen Länge der Sequenz bestimmt würden, so müsste das Verhältnis der absoluten Werte für zwei beliebige Typen in allen Umpaarungsphasen dasselbe bleiben (Die absolute Anzahl ist die für ganze Umpaarungsphasen aufsummierte Anzahl, mit der ein Lauttyp in jeder organizing sequence auftrat.). Tatsächlich fanden sich im paarweisen Vergleich der Lauttypen statistisch zum Teil hochsignifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen Umpaarungsphasen; die Ergebnisse sind in Tab. 9 zusammengestellt.

Diese Veränderungen traten vor allem in den Vergleichskombinationen mit dem Lauttyp booms auf.

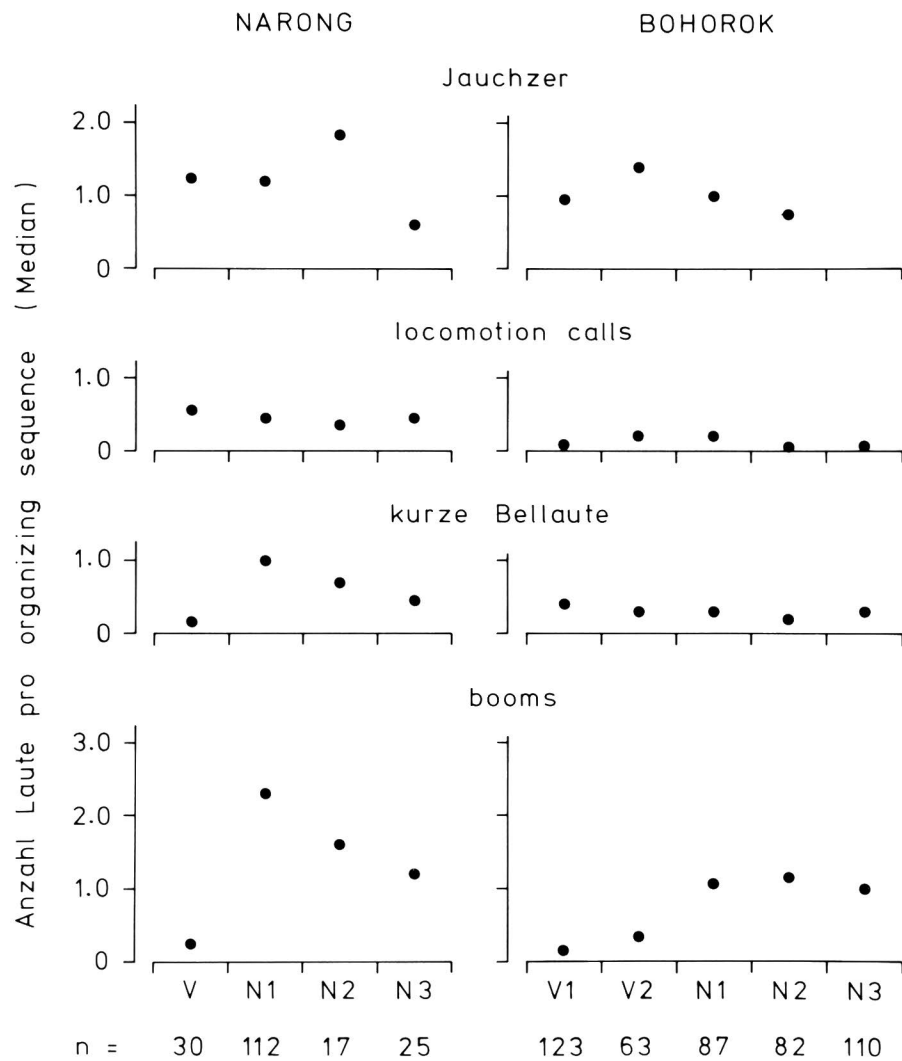


Fig. 12: Mediane Häufigkeiten der 4 Lauttypen J, loc, kB1 und booms pro organizing sequence, in verschiedenen Phasen der Umpaarung von Narong (Na+Ga→Na+Vr) und Bohorok (Bh+Ch→Bh+Ga).

V(1,2) = vor der Umpaarung, N1-3 = nach der Umpaarung,

n = Anzahl ausgewerteter organizing sequences.

Verhältnis der Werte zweier Lauttypen pro organizing sequ.		Verglichene Umpaarungsphasen				
		V-N3	V-N1	N1-N2	N2-N3	
a)						
J	/loc	n.s.	n.s.	n.s.	<0.05	
loc	/kB1	n.s.	<0.01	n.s.	n.s.	
kB1	/booms	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
J	/booms	<0.001	<0.001	<0.02	<0.05	
loc	/booms	<0.01	<0.001	n.s.	n.s.	
J	/kB1	<0.02	<0.001	n.s.	n.s.	
b)		V1-V2	V-N3	V-N1	N1-N2	N2-N3
J	/loc	n.s.	n.s.	n.s.	<0.2	n.s.
loc	/kB1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
kB1	/booms	<0.01	<0.001	<0.001	<0.1	<0.05
J	/booms	<0.05	<0.001	<0.001	<0.1	n.s.
loc	/booms	<0.1	<0.001	<0.001	<0.01	n.s.
J	/kB1	n.s.	<0.02	n.s.	n.s.	<0.05

Tab. 9: Resultate des paarweisen statistischen Vergleichs der Lauttypen-Werte aller organizing sequences in verschiedenen Umpaarungsphasen. Die Zahlen geben die Irrtumswahrscheinlichkeit (p) statistisch signifikanter Unterschiede (Chi-Quadrat Test) an.

a) Vergleich für die Umpaarung von Na (Na+Ga→Na+Vr) b) Vergleich für die Umpaarung von Bh (Bh+Ch→Bh+Ga).

3.5 GESANGSAKTIVITÄT

Während das Siamang-Weibchen Vr in den 8 Tagen unmittelbar vor der Ankunft des neuen Männchens Na in Studen durchschnittlich nur 1.8 mal pro Tag gesungen hatte, stieg ihre Singhäufigkeit im selben Zeitraum danach sprunghaft auf 4.0 mal pro Tag an (Fig. 13). Der Unterschied ist statistisch signifikant (MANN-WHITNEY U Test, $p < 0.001$).

Da das Nachbarpaar Bb+Ra stets gleichzeitig mit Vr sang, gelten für diese beiden Tiere dieselben Befunde wie für Vr. Aber auch bei der etwas weiter entfernten Familiengruppe Ko+Cr(+Li+Al), die vor der Umpaarung durchschnittlich 1.4 mal pro Tag gesungen hatte, stieg die Singhäufigkeit nach der Ankunft von Na auf 2.6 mal pro Tag an; auch dieser Unterschied lässt sich statistisch absichern (MANN-WHITNEY U Test, $p < 0.05$). Bei dem benachbart zur Familiengruppe lebenden Gibbon-Paar (*Hylobates lar*) blieb die Singhäufigkeit dagegen unverändert (durchschnittlich 1.9 mal pro Tag vor, 1.7 mal nach der Umpaarung).

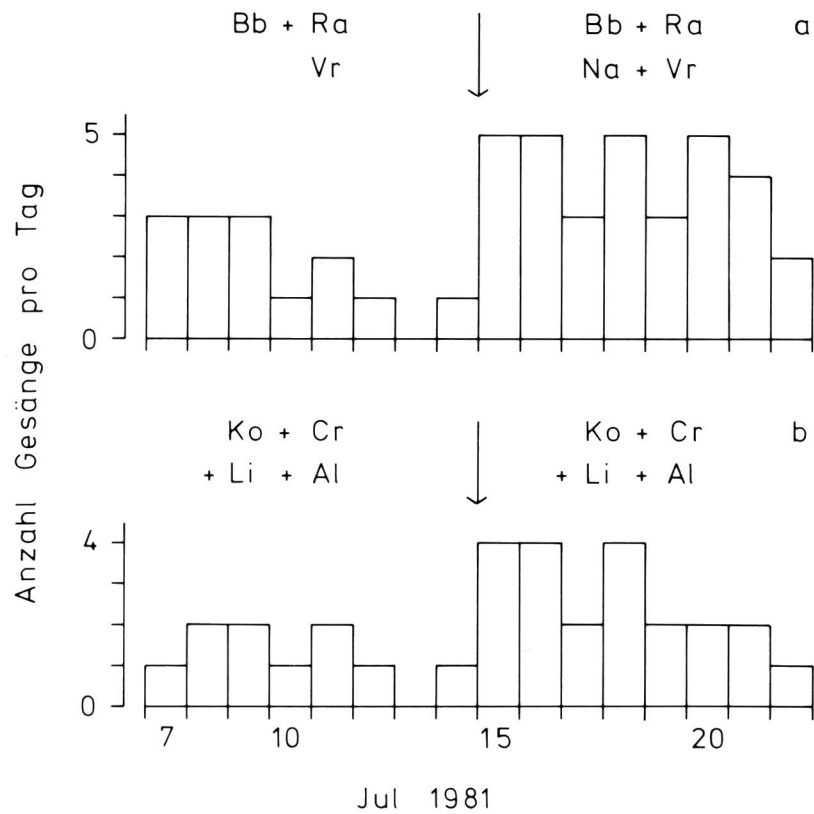


Fig. 13: Anzahl der Gesänge pro Tag während der 8 Tage unmittelbar vor und nach der Ankunft (Pfeil) von Na in Studen, für die Tiere a) Bb+Ra und (Na+Vr) und b) Ko+Cr(+Li+Al).

Auch nach der in Zürich erfolgten Umpaarung von Bh (Bh+Ch→Bh+Ga) war zumindest trendweise ein ähnlicher Anstieg der Singhäufigkeit zu beobachten. Bh sang in den Monaten Juni (n=3), Juli (n=3) und in der ersten Augushälfte (n=2) stets durchschnittlich 2.0 mal pro Tag. Nach der Umpaarung (12.8.1981) stieg die Frequenz kurzfristig auf 4.0 mal pro Tag an (zweite Augushälfte, n=2) und fiel im September wieder auf 2.3 (n=3) ab.

Die Stichprobe ist aber zu klein, um eine verbindliche Aussage zuzulassen. Die Zahl der Gesänge pro Tag sagt allerdings noch nichts aus darüber, wieviel tatsächlich gesungen wird. Die erhöhte Gesangszahl nach der Umpaarung könnte dadurch kompensiert werden, dass die Dauer der einzelnen Gesänge verkürzt wird.

Die Gesänge der Tiere Bb+Ra und Vr vor der Ankunft von Na dauerten im Mittel 21.7 min (n=14), und danach 17.5 min (n=32); die Gesangsdauer war also nach der Umpaarung durchschnittlich 4.2 min kürzer. Tatsächlich lässt sich dieser Unterschied aber statistisch nicht absichern (MANN-WHITNEY U Test, $p > 0.1$). Im Gegensatz dazu erhöhte sich die pro Tag singend verbrachte Zeit für diese Tiere von durchschnittlich 38.0 min (n=14) vor der Umpaarung auf 69.9 min (n=32) danach. Die täglich in den Gesang investierte Zeit erhöhte sich nach der Ankunft von Na um den Faktor 1.8, betrug also nach der Umpaarung beinahe das Doppelte wie zuvor. Dieser Unterschied war statistisch signifikant (MANN-WHITNEY U Test, $p < 0.05$) und liess sich selbst dann noch statistisch absichern, wenn zwei vor der Umpaarung durch Lautattrappen von mir künstlich ausgelöste Gesänge ebenfalls mit in den Vergleich mit einbezogen wurden ($p = 0.05$).

Ein Vergleich der Verteilung der Gesänge über den Tagesverlauf zeigt eine Erweiterung des gesanglich aktiven Zeitraumes (Fig. 14). Diese Ausdehnung entsteht vor allem durch den Einbezug der frühen Abendstunden von 15.30h bis 18.00h in die Gesangsaktivität, während die Morgenstunden, die vor der üblichen Hauptgesangszeit liegen, also die Zeit vor 08.00h, kaum für zusätzliche Gesänge verwendet werden.

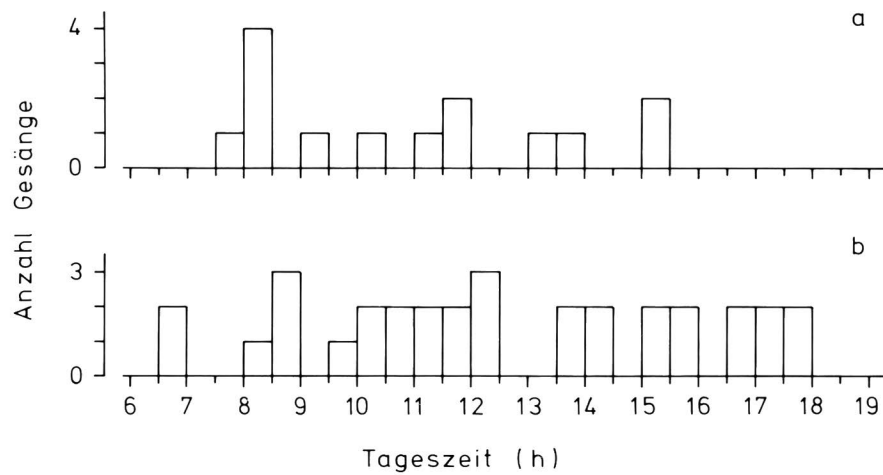


Fig. 14: Anzahl aller Gesänge und ihre Verteilung (Startzeit) über die tägliche Aktivitätszeit der Tiere Bb+Ra und (Na+)Vr in Studen, während

- a) 8 Tagen unmittelbar vor der Ankunft von Na (n=14) und während den
- b) 8 Tagen unmittelbar danach (n=32).

3.6 INTERAKTIONEN ZWISCHEN DEN GRUPPEN

Nach der Umpaarung war in Zürich nur noch ein adultes Paar anwesend, während die beiden Jungtiere Fa und Da nun mit dem subadulten Weibchen Ch zusammengehalten wurden.

Die gesanglichen Interaktionen zwischen Ch und dem adulten Paar Bh+Ga waren etwa dieselben, wie vormals diejenigen zum Paar Na+Ga: Meist begann Ch ihren Gesang später als das Paar und beendete ihn auch früher (Fig. 16). Die Gesangsaktivität der beiden Jungtiere Fa und Da war noch etwas mehr eingeschränkt. Ihre Bellserien sang Ch bevorzugt synchron mit denen von Ga.

Besonders auffällig veränderten sich die gesanglichen Interaktionen zwischen den verschiedenen Gruppen in Studen, wo nach der Umpaarung drei adulte Paare gleichzeitig anwesend waren.

Mehrmals im Verlauf jedes Tages kam es zwischen den beiden benachbarten Paaren Na+Vr und Bb+Ra zu Konflikten, während dieses Verhalten vor der Umpaarung in Studen nur ganz selten und nie in vergleichbarer Intensität beobachtet wurde. Die Konflikte bestanden daraus, dass sich die Kontrahenden am Gitter gegenüber sasssen oder -hingen, sich intensiv anstarrten (nicht unähnlich dem *^arched brows^*-Muster bei H. lar, BALDWIN & TELEKI, 1976:33) und von Zeit zu Zeit ruckartig den Körper zurückwarfen, ohne das Gitter dabei loszulassen, was einigen Lärm verursachte. Bei höherer Erregung wurde das Maul auf und zu geklappt, immer mit dem Blick auf den Rivalen, ein Verhalten, das ich in agonistischem Kontext häufiger

bei einigen anderen Gibbonarten beobachten konnte, dafür aber nie in so intensiver Ausprägung (vergl. 'mouth-champing', BALDWIN & TELEKI, 1976:32). Das Anstarren wurde oft von Defäkieren, Urinieren und kurzem Herumtoben im Käfig unterbrochen, Bb und Ra bissen auch gelegentlich ins Gitter. Alle vier Tiere konnten sich an den Konflikten beteiligen, vor allem das Herumtoben wurde häufiger von den Männchen gezeigt. Die Konflikte dauerten meist nur wenige Minuten und wurden oft von Grunzlauten begleitet, die gelegentlich zu einem Konzertgesang führen konnten. Die Konzerte ihrerseits wurden fast immer von einem solchen mehr oder weniger intensiven Konflikt eingeleitet. Das Konfliktverhalten wurde auch manchmal während eines Gesanges gezeigt, vor allem während der organizing sequences. Das Imponierverhalten in den Konflikten schien sich vorwiegend, wenn nicht ausschliesslich gegen den gleichgeschlechtlichen Käfignachbarn zu richten, was beim locomotion call des Konzertgesanges nicht zum Ausdruck kam.

Während der Konflikte streckten oft beide Rivalen oder Rivalinnen einen Arm bis zur Schulter durch das Gitter; so bekamen sich beide Tiere knapp bei den Händen zu fassen, woran sie sich offensichtlich mit einigem Kraftaufwand zu ziehen begannen (Fig. 15). Das Armziehen währte oft nur kurze Zeit (weniger als eine Minute), danach zeigten die beiden Tiere meist wieder ein kurzes, demonstratives Herumtoben im Käfig. Nur von einer Stelle zwischen den beiden Käfigen aus konnten sich die benachbarten Siamangs berühren. Dort versammelten sich die am Konflikt beteiligten Tiere, oft alle 4 zugleich. Das Armziehen wurde ausschliesslich zwischen gleichgeschlechtlichen Tieren beobachtet, bei den beiden Männchen etwas häufiger. Ein Weibchen, das seinen Arm nach der Gegenseite

ausstreckte, wurde vom benachbarten Männchen praktisch nicht beachtet. Zweimal wurde beobachtet, dass Vr und Bb gleichzeitig die Arme gegeneinander ausstreckten. Vr zog beide Male ihre Hand sofort zurück, als Bb sie zu fassen versuchte, ein einziges Mal berührte Bb die ausgestreckte Hand von Vr kurz. Während das Armziehen in den 8 Tagen unmittelbar vor der Umpaarung (ganztägige Beobachtungen) nur ein einziges Mal gezeigt wurde, nämlich von den beiden Weibchen Ra und Vr, trat das Verhalten im selben Zeitraum nach der Umpaarung mehrmals (durchschnittlich 3 Mal) täglich auf. Einige kleine Wunden, die auf der Handinnenfläche von Na festgestellt wurden, dürften möglicherweise darauf zurückzuführen sein, dass sich die beiden Männchen beim Armziehen mit ihren Fingernägeln verletzten. Dieser Umstand schien jedoch die Häufigkeit des Verhaltens nicht zu beeinträchtigen; eine Abnahme des Armziehens wie auch der Konflikte überhaupt konnte auch etwa zwei Monate nach der Umpaarung nicht festgestellt werden.



Fig. 15: 'Armziehen' der beiden adulten Siamang-Männchen Na (links) und Bb (rechts) bei einem Konflikt zwischen den beiden Paaren Na+Vr und Bb+Ra.

Deutlich zu erkennen ist das durch den grossen Kraftaufwand der beiden Tiere deformierte Käfiggitter (Zoo Seeteufel/Studen, 15.7.1981).

In Studen sangen stets mehrere Siamang-Gruppen gleichzeitig. Die Gruppengesänge wiesen einen charakteristischen Überlappungsmodus auf: Das Paar Bb+Ra und das Weibchen Vr sangen stets zusammen und begannen und beendeten ihre Gesänge stets gleichzeitig, während die Familiengruppe gelegentlich nicht mitsang, ihre Gesänge später einsetzte und auch später abschloss als das Trio. Dieser Überlappungsmodus veränderte sich durch die Ankunft des Männchens Na

in keiner Weise (siehe Fig. 16). Na fügte sich bereits mit seinem ersten Gesang in den Überlappungsmodus ein in einer Weise, die er für sämtliche weiteren Gesänge beibehielt: An allen Gesängen von Bb+Ra und Vr nahm Na obligat teil und begann und beendete seinen Gesangsvortrag praktisch gleichzeitig mit diesen. Dies stellte jedoch eine Umstellung dar gegenüber seinem vorherigen Überlappungsmodus in Zürich (vergleiche die VENN-Diagramme, Fig. 16).

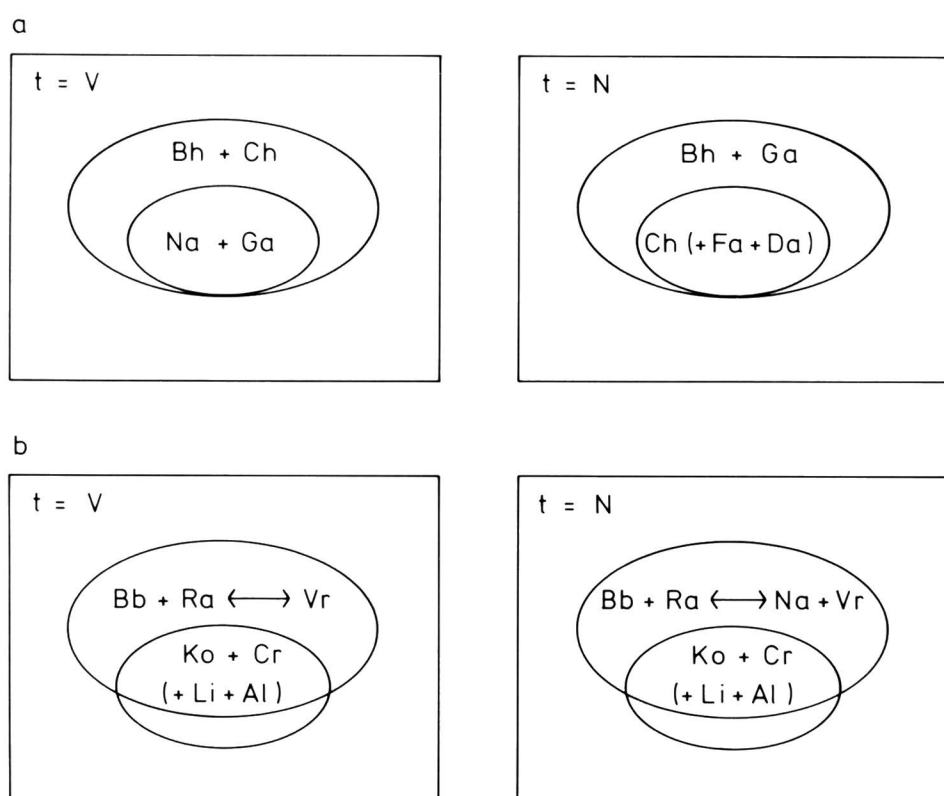


Fig. 16: VENN-Diagramme: Überlappung der Gesangsaktivitäten der Siamang-Gruppen in Zürich (a) und in Studen (b) vor der Umpaarung ($t=V$) und danach ($t=N$).

Man beachte, dass im einen neugebildeten Paar das Männchen (Na), im anderen das Weibchen (Ga) den Überlappungsmodus ihrer Gesänge mit denen der Nachbargruppen verändern, während bei ihren neuen Partnern (Vr resp. Bh) der Überlappungsmodus unverändert bleibt.

Im Gegensatz zu der sofortigen Umstellung, mit der Na den Überlappungsmodus seiner Gesänge an die neue Situation anpasste, erfolgte seine Anpassung im Verschränkungsmodus der einzelnen Gesangssequenzen weniger rasch und direkt:

Vor allem in den Duettsequenzen seiner ersten Gesänge nach der Umpaarung tendierte Na dazu, viel zu früh in die synchronen Bellserien der beiden Weibchen Ra und Vr einzusetzen (Fig. 17), die dann auf seine Einsätze (Schrei, J-I u.a.) nur wenig reagierten und ihre Bellserien noch fortstzten, während Na bereits seine Duettsequenz beendete. Beide Weibchen schienen also die folgenden Einsätze von Bb abzuwarten und richteten die Beschleunigungen ihrer Bellserien bevorzugt nach ihm aus. Na selbst schien bestrebt zu sein, seine verfrühten Einsätze zu vermeiden oder zu korrigieren, da er seine begonnene Sequenz oft abbrach, gelegentlich mitten im Schrei, um zu einem späteren Zeitpunkt in derselben ununterbrochenen Folge von Bellserien noch einmal eine Duettsequenz zu beginnen, die dann auch meist vollständig von ihm gesungen wurde. Wenn Bb untypische Einsätze brachte, so hatte das oft zur Folge, dass beide Weibchen ihre Serie abbrachen, selbst wenn dafür Na's Einsätze typisch waren.

Eine andere Stelle, an der Na vor allem in den ersten drei Tagen nach der Umpaarung mit zunehmender Häufigkeit und ganz spezifisch mit seiner Duettsequenz einzusetzen pflegte, resultierte ebenfalls in einer zum Gesang von Bb phasenverschobenen Duettsequenz: Dabei äusserte Na seinen Schrei gleichzeitig mit oder ganz kurz nach dem Jauchzer-I von Bb's Duettsequenz. Na begann also seine Duettsequenz erst dann, wenn die von Bb zum grossen Teil schon

vorbei war. Da sich die beiden Weibchen meistens nach den Einsätzen von Bb ausrichteten, kam so der Jauchzer-I von Na erst in den gemeinsamen locomotion call von Bb+Ra und Vr zu liegen. Gelegentlich startete das Weibchen Vr (niemals Ra) auf diesen verspäteten Schrei von Na eine extrem verkürzte zusätzliche Bellserie, die sich als nachgeholte Einleitung zum Schrei von Na verstehen liesse. Nach einigen Gesängen wurden auch erstmals Duettsequenzen beobachtet, bei denen Vr von sich aus gleich nach dem Jauchzer-I von Bb eine neue Bellserie startete, als würde sie erwarten, dass Na an dieser Stelle einsetzen wollte.

Obwohl also beide Weibchen ihre Bellserien bevorzugt nach Bb ausrichteten, fanden sich schon in den ersten Gesängen Duettsequenzen, die durchaus die typische Form aufwiesen (wie in Abschn. 3.2 gezeigt). Diese typischen Duettsequenzen entstanden dann, wenn Bb untypischerweise gar keinen 'richtigen' Einsatz in die Bellserien der beiden Weibchen Ra und Vr brachte (so dass diese ihre Bellserien, wenn überhaupt, dann nur nach den Einsätzen von Na ausrichten konnten) oder dann, wenn Na unisono mit Bb einsetzte.

Die unisono-Duettsequenzen von Na und Bb waren in den ersten Gesängen nach der Umpaarung noch relativ selten (siehe Fig. 17) und wurden möglicherweise von Na sogar aktiv vermieden, indem er gelegentlich einen Schrei, zu dem er gleichzeitig mit Bb ansetzte, abbrach. Erst am vierten Tag nach der Umpaarung entwickelten sich die gleichzeitig mit Bb gesungenen Duettsequenzen zu Na's bevorzugt verwendetem Einsatzmuster und verdrängten zunehmend die vorher dominierenden phasenverschobenen Einsätze, bis diese schliesslich ganz ausblieben. Dieser Zustand wird hier als stabilisiertes

Endstadium von Na's allmählicher Anpassung an einen neuen Verschränkungsmodus der Duettsequenzen betrachtet. Dieses Endstadium dürfte sich vermutlich bereits im Verlauf der zweiten Woche nach der Umpaarung eingestellt haben. Da aber aus dieser Zeit keine Daten vorliegen, kann der Zeitpunkt nur näherungsweise aus dem Verlauf der Häufigkeitskurven (Fig. 17) geschätzt werden.

Die unisono-Einsätze von Na und Bb während der Duettsequenz erfolgten nicht völlig gleichzeitig; oft begann der Schrei des einen Männchens ganz wenig vor dem des anderen. Keiner der beiden Siamangs setzte aber mit dem Schrei bevorzugt als erster ein. Da das Zeitintervall zwischen dem Schrei und dem darauf folgenden Jauchzer-I bei Bb kürzer war als bei Na, erfolgte dieser J-I-Einsatz bei Bb in der Regel etwas vor demjenigen von Na.

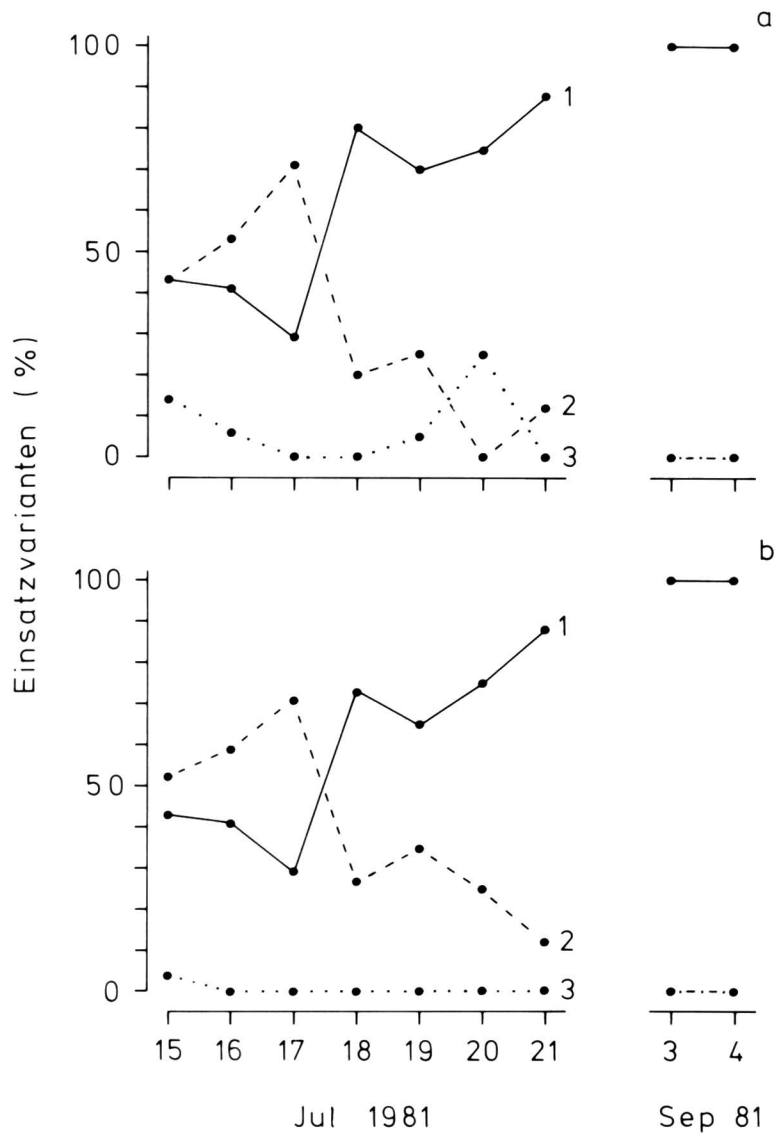


Fig. 17: (Legende siehe folgende Seite)

Legende zu Fig. 17:

Verschränkung der Duettsequenzen von Na (nach seiner Umpaarung vom 14.7.1981) mit den Duettsequenzen von Vr, Ra und Bb.

Ausgewertet wurden 112 Duettsequenzen aus 25 Konzerten, und nur solche Sequenzen, zu denen alle 4 Individuen einen einigermaßen typischen Duettbeitrag lieferten: jedes Weibchen brachte mindestens 2 begonnene Bellserien, jedes Männchen mindestens 4 der 5 folgenden Einsätze in der richtigen Reihenfolge: Schrei→J-I→loc→kBl→J-II.

- a) Häufigkeit, mit der Na an den verschiedenen Stellen in Bezug zum Gesang der anderen Siamangs zu einer Duettsequenz ansetzte (Schrei).
- 1 Na beginnt eine Duettsequenz gleichzeitig mit der von Bb und setzt somit in denselben Beschleunigungspeak der Bellserien der Weibchen Ra und Vr ein.
 - 2 Na beginnt eine Duettsequenz nach oder gleichzeitig mit dem J-I von Bb und somit phasenverschoben zur Duettsequenz von Bb.
 - 3 Na beginnt eine Duettsequenz vor der Beschleunigung der Bellserien der Weibchen und somit phasenverschoben zur Duettsequenz von Bb.
- b) Häufigkeit, mit der Na an verschiedenen Stellen in Bezug zum Gesang der anderen Siamangs eine Duettsequenz sang. Es werden hier die gleichen Kriterien, Duettsequenzen und Symbole verwendet, wie in a), aber hier werden nicht begonnene, sondern zu Ende geführte Duettsequenzen von Na betrachtet.

4. DISKUSSION

Die vorliegende Untersuchung zeigte, dass der Duettgesang der untersuchten Siamangs im Verlauf der Umpaarungen tiefgreifende Veränderungen erfuhr.

Ein grosser Teil der gefundenen Veränderungen der Duettvarianten kann entweder darauf zurückgeführt werden, dass der nach der Umpaarung neu hinzukommende Partner seine individuellen Gesangsmerkmale in die Duette einbrachte, oder aber als Folge neu entstehender oder wegfallender gesanglicher Beziehungen zu Siamangs anderer Gruppen interpretiert werden.

Dass z.B. das Weibchen Ga nach der Umpaarung mit dem neuen Partner Bh weniger Duettsequenzen sang, die 2 oder gar 3 Bellserien vor dem Schrei des Männchens aufwiesen (Varianten D2, D3), scheint zumindest teilweise darauf zurückzugehen, dass ihr vorheriger Partner sehr oft mit seinem Schreieinsatz gewartet hatte, bis derjenige von Bh vorbei war. Da aber nicht nur Na, sondern auch Bh gelegentlich eine Bellserie ohne Einsatz verstreichen liessen, bis sie ihre Schreieinsätze brachten, war es beim Paar Na+Ga oft erst in der 2. oder 3. Bellserie zum Schrei des Männchens gekommen, ein Effekt, der wegfiel, als das vorherige Nachbarmännchen Bh zum neuen Paarpartner von Ga wurde. Gelegentlich hatte Bh als Nachbar überhaupt nicht in die begonnene Duettsequenz von Na+Ga eingesetzt. Wenn dann eine oder zwei Bellserien ohne seinen Einsatz verstrichen waren, in denen Na offensichtlich den Einsatz des Nachbarn abgewartet hatte, ohne selber als erster mit dem Schrei einzusetzen, brach Ga gelegentlich

die Sequenz ab. Dies könnte die Häufigkeit der Duettvarianten D14 und D14-15 vor der Umpaarung von Na+Ga erklären. Im neugebildeten Paar Bh+Ga dagegen brauchte das Männchen Bh nicht erst auf einen Einsatz eines Nachbarn zu warten; sein Schreieinsatz erfolgte also meist in der 1. Bellserie des Weibchens. Dies könnte den Rückgang der Varianten D2, D3, D14, D14-15 nach der Umpaarung beim Paar Bh+Ga erklären. Diese Veränderungen beruhen dann nicht auf einer erfolgten gegenseitigen Anpassung der neuverpaarten Siamangs, sondern auf einer Anpassung an das veränderte Umfeld der Nachbargesänge.

Immerhin ist zu bemerken, dass Ga nach der Umpaarung auch keine Tendenz zeigte, nach der Duettsequenz ihres neuen Partners Bh noch weitere Bellserien anzuschliessen. Dies hätte darauf schliessen lassen, dass sie nach wie vor den Schreieinsatz ihres vorherigen Partners erwartet hätte. Die entsprechende Duettvariante D26 war beim neuen Paar Bh+Ga aber nicht einmal vertreten. Offensichtlich erfolgte die Umstellung von Ga auf das neue Männchen sehr rasch, und ihre gesangliche Bezugnahme richtete sich nach der Umpaarung exklusiv auf ein Männchen.

Auch die Veränderungen in den Duettvarianten nach der Umpaarung -z.B. für Na- schienen zu einem grossen Teil auf die Beziehungen zu den für Na neuen Nachbargruppen zurückzuführen zu sein.

So dürfte die Tendenz von Na, in den ersten Gesängen nach seiner Umpaarung in die Duettsequenzen seines Nachbarn Bb phasenverschoben nach dessen Schrei und Jauchzer-I einzusetzen, während seine neue Partnerin wie gewohnt synchron zur Nachbargruppe sang, wesentlich für den Anstieg der Duettvarianten D6, D6-8, D28 und für das

Auftreten von D28-D32 überhaupt verantwortlich sein.

Die gegenüber den Gesängen vor den beiden Umpaarungen stark erhöhte Anzahl an Duettvarianten, die untypischen Duettsequenzen entsprachen, kann allerdings nicht nur auf Änderungen in den Beziehungen zu Nachbargruppen zurückgeführt werden, sondern spricht dafür, dass die neugebildeten Paare anfangs doch einige Schwierigkeiten hatten, typische Duettsequenzen zu produzieren. 8 von 28 Varianten (29%), die untypischen Duettsequenzen entsprachen und die in den Gesängen von Na beobachtet wurden, traten nur unmittelbar nach seiner Umpaarung auf (Phase N1), ebenso 5 von 24 Duettvarianten (21%) bei Bh. Dies entspricht also einem Diversitätsanstieg für die Duettsequenz, welcher im Fall des neugebildeten Paares Na+Vr ausgeprägter war als beim Paar Bh und Ga. Dies mag damit zusammenhängen, dass sich die Partner des neugebildeten Paares Bh+Ga in Zürich nicht absolut fremd waren, hatte doch Bh vor seiner Umpaarung bereits ausgiebig Gelegenheit gehabt, den Gesang von Ga zu hören, während sich die Tiere Na+Vr bei ihrer Neuverpaarung völlig fremd waren.

Der durchschnittliche Anteil von typischen Duettsequenzen (Variante TD) war beim Paar Na+Ga vor der Umpaarung relativ gering. Wider Erwarten stieg dieser Betrag nach beiden Umpaarungen an und blieb über alle Umpaarungsphasen (N1-N3) höher als vor der Umpaarung, ausser in der ersten Phase nach der Umpaarung von Na+Ga, in der typische Duettsequenzen ebenfalls noch relativ selten waren.

Die Ursache für die anfängliche Seltenheit, mit der typische Duettsequenzen zwischen Na und Vr auftraten, scheint nicht in erster

Linie darin zu bestehen, dass Na und Vr unfähig gewesen wären, ihre Duettsequenzen aufeinander abzustimmen, sondern darin, dass das Weibchen Vr anfangs einfach nicht bereit war, seine Duettsequenz primär nach einem anderen Männchen als dem alteingesessenen Käfignachbarn Bb auszurichten.

Bereits die allererste Duettsequenz mit dem neuen Paarpartner, in die Na mit einem Schrei einsetzte, erfüllte durchaus die formalen Anforderungen an eine typische Duettsequenz (TD, siehe Abschn. 3.2), schien aber ihr Zustandekommen nur dem Umstand zu verdanken, dass das andere Männchen Bb untypischerweise keinen Einsatz in die Bellserien der beiden Weibchen lieferte. Dies trifft für viele der frühen typischen Duettsequenzen von Na+Vr zu. Dass in diesen Fällen auch das langverpaarte Weibchen Ra seine Duettsequenz nach dem neuen Nachbarn ausrichtete, also ein ebenso typisches Duett mit Na produzierte, spricht dafür, dass die Siamangweibchen a priori dazu in der Lage wären, mit einem beliebigen fremden Siamang-Männchen zu duettieren, dies aber erst dann tun, wenn das Männchen, für das sie bereits eine Präferenz entwickelt haben, nicht verfügbar ist, d.h. in diesem Fall, wenn dieses Männchen nicht einsetzt.

Es konnte aber noch ein zweiter Umstand festgestellt werden, der das Entstehen von typischen Duettsequenzen in den frühen Gesängen von Na und Vr ermöglichte, und zwar dann, wenn Na unisono mit dem Nachbarmännchen Bb einsetzte. In solchen Fällen konnte nicht mit Sicherheit entschieden werden, an welchem der beiden Männchen nun die beiden Weibchen ihre Bellserien orientierten. Es wird hier vermutet, dass in den ersten Gesängen nach der Umpaarung auch in diesen "typischen" Duettsequenzen das Männchen Bb das Bezugsobjekt

für beide Weibchen war, dass also die typische Form der Duettsequenz zwischen Na und Vr ihr Entstehen nur der zeitlichen Ordnung von Na's Einsätzen verdankt, und nicht der gegenseitigen gesanglichen Bezugnahme der neuen Paarpartner. Das ergibt sich auch aus der Beobachtung, dass in diesen Gesängen die Weibchen sich auch dann eindeutig bevorzugt an Bb orientierten, wenn die beiden Männchen ihre Einsätze in die Duettsequenz nicht unisono vortrugen.

Erst nach mehreren Gesängen zeichnete sich bei Vr ein Orientierungswechsel ab, d.h. sie übertrug die Präferenz ihrer gesanglichen Bezugnahme vom Nachbarmännchen Bb auf ihren neuen Paarpartner Na. Brachte nun Na seine Einsätze zur Duettsequenz nach denen von Bb, so startete Vr, und nur Vr, kurzfristig zusätzliche Bellserien auch nach dem J-I von Bb, die sich zu einer an die Einsätze von Na angepassten Duettsequenz zusammenfügten, Bellserien zu einem Zeitpunkt, da Bb und Ra bereits ihren locomotion call vortrugen. Wenn dagegen Na seine Einsätze zur Duettsequenz vor denjenigen von Bb brachte, so beschleunigte Vr ihre Bellserien nur entsprechend Na's Einsätzen, und begann keine zusätzlichen Serien zu den folgenden Einsätzen von Bb. Derartige Abweichungen vom Synchrongesang mit dem Nachbarpaar Bb+Ra hatte Vr vor der Ankunft von Na nicht gezeigt. In diesem Sinne vollzog Vr also tatsächlich eine allmähliche Anpassung an den Gesang des neuen Paarpartners.

Aber auch Na zeigte in seinem Gesangsverhalten nach seiner Umpaarung Veränderungen, die durchaus als Anpassung an die in seiner neuen Umgebung singenden Tiere zu interpretieren sind. Die sequentiell wechselnde Bevorzugung, mit der er seine Duettsequenz in Bezug zu derjenigen des Nachbarpaares setzte, erweckt den Anschein,

als ob das Tier nacheinander verschiedene Strategien ausprobierte, bis es sich endgültig auf einen bestimmten Verschränkungsmodus der Duettsequenz festlegte, in diesem Fall den unisono-Vortrag mit der Duettsequenz des Nachbarmännchens. Dass die zwei anfänglich bevorzugten Strategien des phasenverschobenen Einsatzes schliesslich "verworfen" wurden, kann nicht darauf zurückzuführen sein, dass seine neue Paarpartnerin Vr nur bei der unisono-Strategie fähig gewesen wäre, typische Duettsequenzen mit ihm zu singen; möglicherweise war diese Anforderung aber beim unisono-Vortrag leichter zu erfüllen, da es einem Weibchen wahrscheinlich schwer fällt, eine rhythmische Bellserie asynchron zueinem in nächster Nähe singenden anderen Weibchen zu beschleunigen. Auch ein Weisshandgibbon (*H. lar*) tendierte dazu, seinen Lautrhythmus äusseren Taktgebern wie Lautattrappen oder einem Metronom anzupassen, wie die Versuche von ZIEGLER & KNOBLOCH (1968, zit. in TEMBROCK, 1970:86, 1974:185) zeigten.

Die Veränderungen der quantitativen Duettparameter, die nur für typische Duettsequenzen bestimmt wurden, sind vermutlich fast alle auf die individuellen Gesangseigenschaften der neuverpaarten Tiere zurückzuführen.

Einzig im neugebildeten Paar Bh+Ga gab es einen Hinweis auf eine aktive Anpassung des einen Paarpartners an den anderen. Der Rhythmus der langen Bellaute zu Beginn der ersten Bellserie des Weibchens Ga (quantitativer Parameter 2) war in den Duettsequenzen mit dem neuen Männchen Bh signifikant kürzer als vorher mit Na. Ich vermute, dass dies damit zusammenhängt, dass Bh im Durchschnitt früher nach Beginn der Bellserie mit seinem Schrei einzusetzen pflegte, als Na.

Möglicherweise versuchte Ga, diesen individuellen Merkmalsunterschied gegenüber ihrem früheren Partner dadurch zu kompensieren, dass sie bereits zu Beginn ihrer Bellserie einen schnelleren Rhythmus vorgab, um früher zum Höhepunkt der ersten Beschleunigung zu gelangen und so eine Synchronisation dieser Stelle mit Bh's Schrei zu erreichen.

Auffällig waren bei beiden umgepaarten Männchen Na und Bh ähnliche Veränderungen in der Lautzusammensetzung der organizing sequence. Bei beiden Tieren fiel nach der Umpaarung der Anteil der Jauchzer an der Sequenz ab, während derjenige für booms anstieg. Dies kommt im Verhältnis der absoluten Häufigkeiten der beiden Lauttypen zum Ausdruck (Tab. 10). Von allen Typenpaaren veränderte sich das Verhältnis am häufigsten signifikant bei den Kombinationen, die den Lauttyp booms enthielten. Die einfachste Erklärung dafür ist, dass sich einzig die Häufigkeit der booms pro Zeiteinheit nach der Umpaarung veränderte, während die Häufigkeit der anderen Lauttypen möglicherweise allein von der Dauer der organizing sequence abhing.

Na		Bh	
		V1	4.931
V	3.308	V2	2.676
		
N1	0.609	N1	0.989
N2	1.2	N2	0.653
N3	0.5	N3	0.619

Tab. 10: Verhältnis des Anteils der Lauttypen J und booms an der organizing sequence, in den verschiedenen Umpaarungsphasen der Männchen Na und Bh.

Definition der Umpaarungsphasen siehe Abschn. 3.4.

In beiden Umpaarungen erfolgte ein Anstieg der Gesangstätigkeit. Trotzdem ging die durchschnittliche Gesangsdauer in Studien nur unwesentlich zurück, so dass pro Tag tatsächlich auch beträchtlich mehr Zeit mit Singen verbracht wurde. Die leichte Verkürzung der durchschnittlichen Gesangsdauer nach der Umpaarung liegt wohl daran, dass Gesänge umso kürzer werden, je mehr Gesänge ihnen am selben Tag vorausgegangen sind und je später am Tag sie gestartet werden. Wenn also nach der Umpaarung mehr Gesänge pro Tag geäußert werden, erhöht sich mit zunehmender Gesangszahl automatisch der Anteil der Gesänge, denen bereits ein anderer Gesang vorausgegangen ist, so dass im Durchschnitt die Gesangsdauer sinkt. Dies bedeutet aber nicht, dass die Siamangs nach der Umpaarung dazu tendiert hätten, ihre Gesänge zu verkürzen, sondern nur, dass sie die nun zusätzlich geäußerten Gesänge notgedrungen in den Teil ihrer Aktivitätsperiode gelegt haben, der noch frei war. Da die Gesänge vor der Umpaarung bereits vorwiegend in den Beginn der Aktivitätsperiode fallen, muss eine gesteigerte Gesangstätigkeit fast ausschliesslich in einen späteren Abschnitt der Aktivitätsperiode eingefügt werden. Tatsächlich wird durch die Erhöhung der Gesangszahl pro Tag die Gesangsaktivität vor allem in die späten Tagesabschnitte ausgedehnt, während eine Vorverlegung der Gesamtaktivität nur in sehr geringem Mass stattfindet (Fig. 14).

Die Erhöhung der Singhäufigkeit nach der Ankunft von Na in Studien kann nicht damit erklärt werden, dass das neue Männchen schon vor seiner Umpaarung ein besonders aktiver Sänger gewesen wäre. In den Monaten April und Mai 1981 lag seine gemittelte Singhäufigkeit bei 2.5 mal pro Tag (15 Gesänge an 6 Tagen). Alle diese Gesänge wurden zudem durch seinen damaligen Nachbarn Bh initiiert. Dessen

Singhäufigkeit nahm in den folgenden Monaten zudem noch ab (2.0 mal pro Tag in Juni und Juli 1981, 12 Gesänge an 6 Tagen), so dass auch der Wert für Na in dieser Zeit vor der Umpaarung noch wesentlich tiefer liegen dürfte. Die erhöhte Singhäufigkeit in Studen kann also nicht mit der individuellen Gesangstendenz der Tiere erklärt werden, sondern scheint als direkte Folge des Partnerwechsels entstanden zu sein. HESS-HAESER (1971:13) beschreibt zwar, dass ein bereits verpaartes Siamang-Paar gleich nach seiner Ankunft in einem anderen Zoo ebenfalls anfänglich häufiger gesungen habe als einige Zeit nach seiner Ankunft. Dennoch spricht der Anstieg der Singhäufigkeit, der auch bei der Umpaarung von Bh in Zürich erfolgte, wo weder die beiden umgepaarten Tiere an einem ihnen fremden Ort waren, noch sonst ein fremder Siamang neu dazugekommen war, dafür, dass die Ursächlichkeit für die erhöhte Singtätigkeit sowohl in Zürich als auch in Studen zumindest teilweise in der Konfrontation neuer Partner zu suchen ist.

Auch ausserhalb der Gesänge wurden einschneidende Verhaltensveränderungen der neuverpaarten Siamangs beobachtet. Beide Siamang-Neuverpaarungen verliefen zwar verhältnismässig problemlos und ohne die erheblichen Komplikationen, wie sie anlässlich solcher Situationen zum Teil aufzutreten scheinen (z.B. BENNET, 1976: 24f; LaMALFA, 1969: 276). Alle Tiere schienen ihre neuen Partner rasch zu akzeptieren. Entgegen der Ansicht von LaMALFA (1969: "Siamangs are generally very aggressive, ill-tempered animals, especially males.") verhielten sich allerdings die untersuchten Siamangs, sowohl Wildfänge als auch handaufgezogene Tiere beiderlei Geschlechts, mir gegenüber durchwegs zutraulich oder gar anhänglich, im besten Fall etwas scheu, aber keineswegs aggressiv.

Während aber das partnerbezogene Verhalten sich in relativ kurzer Zeit stabilisierte, wurden in Studien tiefgreifende Verhaltensänderungen beobachtet, die vor allem die Beziehungen zwischen den verschiedenen Gruppen betrafen. Bemerkenswert ist hier, dass sich das Weibchen Vr nach Ankunft des neuen Männchens Na zusammen mit diesem an zahlreichen Konflikten zwischen den benachbarten Gruppen beteiligte, während solche Verhaltensweisen vorher nur selten auftraten. Dies lässt vermuten, dass Vr erst von dem Moment an begann, territoriale Ansprüche zu bekunden, da sie einen Partner hatte. Auch ein einzelnes, im Freiland beobachtetes Weisshandgibbon-Männchen (H. lar) wurde im angrenzenden Territorium zu einer Familiengruppe geduldet, wo es auch regelmässig sang. Erst als sich ihm ein Weibchen zugesellte und mit ihm duettierte, wurde es von der Nachbargruppe mehrfach angegriffen ("direct physical attacks", MacKINNON & MacKINNON, 1977). Die beiden Autoren vermuten, dass der Weibchen-Gesang dem vorher geduldeten Gesang des Männchens eine spezielle territoriale Drohwirkung verleihe. Diese Hypothese scheint anhand der hier gemachten Beobachtung auch umgekehrt für den Männchen-Gesang zu gelten, so dass verallgemeinernd spekuliert werden könnte, dass erst der Duettgesang der (duettierenden) Gibbonarten für Territoriumsbesitzer als potentielle Bedrohung aufgefasst wird.

Wahrscheinlich versuchen einzelne, von ihrer Familiengruppe abgespaltene Weibchen nicht, ein Territorium allein abzugrenzen, während dies umgekehrt das typische Verhalten junger unverpaarter Männchen sein dürfte. Es wurde vom Siamang ein entsprechender Fall im Freiland beobachtet, in dem sich ein subadultes Männchen von seiner Familiengruppe loslöste und ein an das der Eltern

angrenzendes Territorium belegte, wo sich ihm verschiedentlich einzelne fremde Weibchen anschlossen (ALDRICH-BLAKE & CHIVERS, 1973; CHIVERS et al., 1975; MacKINNON & MacKINNON, 1977). Ähnliche Beobachtungen machten MacKINNON & MacKINNON (1977) für den Weisshandgibbon, *H. lar*, und TENAZA (1975a) und TILSON (1981) für den Kloss-Gibbon, *H. klossii*. Dagegen wurden nur wenige Fälle beschrieben, in denen ein unverpaartes Gibbon-Weibchen ein Territorium beanspruchte und gesanglich oder gar aktiv verteidigte (CALDECOTT & HAIMOFF, 1983; TILSON, 1981). Vom erstgenannten Beispiel ist bekannt, dass es sich bei dem Tier (*H. lar*) um ein verwitwetes Weibchen handelte, für das zweite Beispiel (*H. klossii*) wird dies vom Autoren zumindest vermutet.

Bei den meisten Gibbonarten wird die aktive territoriale Verteidigung vor allem vom Männchen geleistet (CHIVERS, 1972, 1974; ELLEFSON, 1968, 1974; GITTINS, 1980; KAPPELER, in press; TENAZA, 1975a). Territoriales Verhalten bei Gibbons wird vorwiegend gegen Tiere desselben Geschlechts gerichtet (z.B. BROCKELMANN et al., 1974: 154) (siehe auch Abschnitt 3.6). Da aufgrund der geschlechtsspezifischen Merkmale des Siamang-Gesanges ein singendes Männchen als solches erkannt werden kann, ist zu erwarten, dass andere Männchen es generell vermeiden sollten, sich dem singenden Tier und somit dessen Territorium zu nähern. Man wird daher annehmen können, dass dem Männchen-Gesang eine auf andere Männchen abschreckende Wirkung zukommt; es besteht jedoch kein Grund, anzunehmen, dass der Männchen-Gesang auch auf fremde Weibchen diese Wirkung haben sollte.

Tatsächlich lassen einige Freilandbefunde eine geradezu

entgegengesetzte Wirkung auf Weibchen vermuten: Eine in Malaya beobachtete Siamang-Gruppe steigerte vor der Abspaltung eines subadulten Männchens ihre Gesangsaktivität beträchtlich (ALDRICH-BLAKE & CHIVERS, 1973). Die Beobachtung, dass die meisten Gesänge vom subadulten Männchen gestartet wurden, welches zudem regelmässig bis zu 20 min. allein weitersang, nachdem die Familiengruppe ihren Gesang bereits beendet hatte, führte die Autoren zu der Vermutung, dass dieser Gesang eines einzelnen Männchens dazu dienen könnte, Weibchen zu diesem Gebiet anzulocken. Die attraktive Wirkung des einzelnen Männchen-Gesanges auf unverpaarte Weibchen wurde wiederholt am Siamang und an anderen Gibbonarten bestätigt, während einzelne Weibchen normalerweise nicht zu singen scheinen (BROCKELMANN et al. 1974, GITTINS, 1978; MacKINNON & MacKINNON, 1977; TILSON, 1981; WHITTEN, 1982: 80). Wenn man annimmt, dass dem Männchen-Gesang eine attraktive Wirkung auf einzelne Weibchen zukommt, so ist nicht zu erwarten, dass er diese Wirkung verlieren wird, nur weil sich eine Partnerin eingefunden hat.

Für ein verpaartes Weibchen stellt die Präsenz eines weiteren, adulten, gleichgeschlechtlichen Tieres eine Gefährdung ihres Platzes im vom Männchen verteidigten Territorium dar. Es muss also in ihrem Interesse liegen, diese Präsenz weiterer Weibchen zu verhindern, ein Interesse, dem dauernd die weibchen-anziehende Wirkung des Territorialgesanges ihres Paarpartners entgegensteht. Ein dem Männchen-Gesang zugefügter und als solcher erkenntlicher Weibchen-Part würde dem Gesang die zusätzliche Information verleihen, dass es sich um ein verpaartes Männchen handelt, ohne damit die gleichzeitig wichtige territoriale Funktion des

Männchen-Gesanges zu beeinträchtigen. Da es für ein unverpaartes Weibchen risikoloser ist, sich um ein ebenfalls unverpaartes Männchen zu bemühen (sofern ein solches verfügbar ist), als um ein verpaartes, wo es bereits von einer Rivalin erwartet wird, ist anzunehmen, dass eine weibliche Komponente im Männchen-Gesang die weibchen-anlockende Wirkung zumindest reduzieren wird. Die für das verpaarte Weibchen entstehende Notwendigkeit, den Partner möglichst nicht alleine singen zu lassen, kann als hinreichende Ursache für das Entstehen eines Duettgesanges betrachtet werden.

GITTINS (1978) vermutete, dass beim Schwarzhandgibbon, *H. agilis*, das Weibchen mit seinem Gesang weniger das Territorium, als vielmehr seinen Paarpartner verteidigt. Dies schliesst aber nicht aus, dass der Weibchen-Beitrag zum Duettgesang auch wesentlich zur Territoriumsverteidigung beiträgt. Es ist zu erwarten, dass ein verpaartes Männchen in die aktive Verteidigung seines Territoriums mehr zu investieren bereit ist, als ein unverpaartes, da es auch mehr zu verlieren hat. Es ist daher möglich, dass ein gemeinsam singendes Paar mehr potentielle Konkurrenten abschrecken kann, als ein einzeln singendes Männchen.

Während die genannten Faktoren möglicherweise das Entstehen der Duettgesänge der Siamangs begünstigt haben, vermögen sie aber nicht die enorme Komplexität und Paarspezifität der Duettstruktur zu erklären. Die genannten möglichen Gesangs- und Duett-Funktionen liessen sich im Denkmodell auch mit einfacheren Lautmustern und -beziehungen erfüllen.

Neben der Revierverteidigung wird die Stärkung der Paarbindung

sowohl bei Vogel- wie bei Gibbonduetten als häufigste Erklärungsmöglichkeit für deren Funktion vorgeschlagen (siehe Einleitung). Diese Hypothese ist aber wohl meistens aus der erkannten Korrelation zwischen monogamer Sozialstruktur und Duettgesang intuitiv hergeleitet, und aus der Herleitung geht in der Regel nicht hervor, wie man sich diese partnerbindende Wirkung vorzustellen hat. HOOKER & HOOKER (1969: 187) argumentieren, dass, um ein Duettmuster zu erzeugen, jeder Sänger die Beiträge seines Partners in Abhängigkeit von seinen eigenen lernen müsse. Ein Vogel würde dann als Partner akzeptiert, wenn er den richtigen Duettbeitrag im richtigen Zeitintervall liefere.

DAWKINS (1976) und MAYNARD SMITH (1977) schlugen vor, dass die Partner-Bindung von einem Individuum dadurch erhöht werden könne, indem es von jedem neuen Partner vor der Kopulation eine Vorleistung abverlange. Wenn dieser Partner dann weiterhin mit diesem Individuum zusammenbleibt über weitere Fortpflanzungsperioden, kann er seinen reproduktiven Erfolg steigern, ohne weiter zu investieren, während er neu investieren müsste, wollte er den Partner wechseln. WICKLER (1980) wandte diese Hypothese auf den Duettgesang an: Wenn ein Individuum Zeit und Energie investieren muss, um des andern Gesang zu lernen, so kann dies die Wahrscheinlichkeit, dass dieses Individuum seinen Partner verlässt, reduzieren. Diese Investition hat zudem den Vorteil, dass sie nicht übertragbar ist: ein Rivale, der das Territorium übernimmt, kann von dieser Investition nicht profitieren, wie dies der Fall wäre, wenn der ursprüngliche Inhaber in Nestbau, Nahrungsvorrat oder eine durch lange Balz erreichte sexuelle Bereitschaft des Partners investiert hätte. Der Partner kann zudem die Investition jederzeit durch "Abfragen" des Gelernten

kontrollieren und so auch später noch einen gewissen Zeitaufwand fordern. Verschiedene Autoren haben Beispiele gebracht dafür, dass sich paarspezifische Duette erst nach längerem Üben einstellen, so für verschiedene Vögel:

Ahanta Francolin, *Francolinus achantensis* (HOLMAN, 1947),
 Buschwürger, *Laniarius aethiopicus* (THORPE & NORTH, 1965, 1966;
 THORPE, 1973),
 Orange-chinned parakeet, *Brotogeris jugularis* (POWER, 1966),
 Eastern Whipbird, *Psophodes olivaceus* (WATSON, 1969),
 Common crow, *Corvus brachyrhynchos* (BROWN, 1979, zit. in FARABAUGH,
 1982),

und Primaten:

Grauer Springaffe, *Callicebus moloch* (ROBINSON, 1979),
 Siamang, *Hylobates syndactylus* (HAIMOFF, 1981).

Zur Unterstützung der oben ausgeführten Hypothese müssen die drei eingangs (Abschn. 1) aufgeführten Bedingungen erfüllt sein (1. Verbesserung des Duettgesangs bei Paarbildung; 2. Paarspezifität des Duettgesangs, die 3. aus partnerspezifisch ausgerichteten Duettbeziehungen besteht). In allen Fällen wurde meines Wissens aber die 3. Forderung nicht dargestellt, oder aber es wurde nicht gezeigt, ob die gefundenen Veränderungen von ontogenetischen Effekten unterscheidbar waren. Die hier vorgestellten Befunde zum Duettgesang der Siamangs scheinen jedoch alle notwendigen Kriterien zu erfüllen. Alle in der Umpaarung untersuchten Tiere waren adult und wiesen ein stabiles Gesangsmuster auf. Die Umpaarung führte zunächst zu einer drastischen Desorganisation der Gesangesmerkmale. Viele der sich dauerhaft verändernden Duetteigenschaften können

lediglich auf die Kombination neuer, individualspezifischer Gesangesmerkmale zurückzuführen sein.

Es wäre auch möglich, dass die neu zusammengebrachten Paarpartner durch die Ungewohntheit der Situation erregt waren und sich deshalb weniger auf ihre Einsätze und Bezugnahmen im Duettgesang konzentrierten. Die zunehmende Stabilisierung der Gesänge nach der Umpaarung wäre dann nicht als Effekt gegenseitiger Anpassung, sondern lediglich als Gewöhnungseffekt zu interpretieren. Dennoch ist für mehrere der gefundenen Veränderungen diese Interpretation unwahrscheinlich, für den quantitativen Parameter 2, den veränderten Anteil der booms an der organizing sequence, u.a., wo wir es nicht mit vorübergehenden Umpaarungseffekten zu tun haben.

Die Hypothese, Festigung der Paarbindung durch Abverlangen von gesanglichen Lernleistungen zu erreichen, scheint mit den vorliegenden Befunden vereinbar zu sein und liefert als einzige eine hinreichende Erklärung für die enorme Komplexität der Duettbeziehungen beim Siamang. Erst wenn die Duettbeziehungen zwischen 2 Partnern gelernt werden müssen, kann das Duett auch verlässlich anzeigen, dass eine feste Paarbeziehung besteht. Die Anzeige einer festen Paarbeziehung kann für die Territoriums-Verteidigung von Vorteil sein, weil ein potentieller Rivale weniger wahrscheinlich in ein Territorium eindringen wird, wenn er der Kampfkraft eines fest etablierten Paares gegenübersteht und die Chance, von einem solchen Paar einen Partner für sich zu gewinnen aufgrund der festen Partnerbindung gering ist.

Wenn in neugebildeten Paaren mindestens ein Paarpartner seinen

Gesang durch einen Lernprozess an den des andern anpassen muss, so lässt sich am Anpassungsgrad, den ein Duettgesang aufweist, heraushören, wie lange Zeit ein Siamang-Paar schon zusammenlebt. Die Qualität des Duettgesangs kann somit als ein direktes Mass für die Qualität der Paarbindung betrachtet werden. Ein Individuum, dessen Gesang noch schlecht an den seines Partners angepasst ist, muss also noch eine Lernleistung erbringen, die nicht viel höher ist, als diejenige, die es mit einem neuen Partner aufwenden müsste. Ein solches Individuum wird eher bereit sein, den Partner zu wechseln als eines, das seinen Duettanteil bereits perfekt auf den seines Partners abgestimmt hat. Ein potentieller Rivale sollte also bereits an der Qualität eines Duettgesanges abschätzen können, wie gross Aufwand und Erfolgsaussichten sind, mit denen er vom entsprechenden Paar einen Partner oder das Territorium gewinnen kann. Ein neugebildetes Paar, das diese kritische Lernphase möglichst rasch hinter sich bringen kann, wäre weniger lang und weniger intensiv der Bedrohung durch Rivalen ausgesetzt und daher im Vorteil gegenüber einem Paar, bei dem der Lernprozess längere Zeit beansprucht. Es ist daher anzunehmen, dass neugebildete Siamang-Paare unter dem Selektionsdruck stehen, die Dauer ihrer Lernphase möglichst kurz zu halten. Paare, die ihren Duettgesang besonders gut aneinander angepasst haben, dürften der Bedrohung durch Rivalen weniger ausgesetzt sein. Es sollte also auch ein Selektionsdruck bestehen, möglichst konstante Duettbeziehungen zwischen Paarpartnern zu erreichen. Dieser Selektionsdruck könnte wesentlich dazu beigetragen haben, dass sich die Duttsequenz des Siamangs zu einem Lautgefüge entwickeln konnte, das trotz des komplexen Aufbaus einen derart hohen Grad an Konstanz erreichen kann. Die vorliegende Untersuchung erfasst allerdings nur die kleine Stichprobe von zwei Umpaarungen

und muss erst noch ihre Bestätigung im Freiland finden.

Einige weitere Befunde zum Gesang der Siamangs sind noch sehr unklar. Die Änderungen in Anpassung an die komplexe Konzertsstruktur benachbarter Siamang-Paare scheinen für unverpaarte und neu hinzukommende Tiere ebenso zahlreich und ausgeprägt zu sein, wie die Änderungen in Anpassung an den Gesang des Paarpartners. Wozu sollten die Paare oder mindestens einer der Paarpartner ihre Gesänge in einem derart komplexen und gruppenspezifischen Duettverschränkungsmodus zu den Nachbargruppen in Beziehung setzen?

Folgende Möglichkeit erscheint denkbar: Dank der spezifischen Verschränkung der Duettsequenzen zwischen den einzelnen Gruppen fällt jedes fremde Tier in der Population sofort auf. GITTINS (1978) vermutet, dass ein Neuling, der ein Territorium etablieren will, für die Territoriums inhaber eine grössere Bedrohung darstellt, als ein Nachbar, der schon eines besitzt. Die Möglichkeit, solche Neulinge zu identifizieren, wird durch die spezifischen Konzertbeziehungen erleichtert und spart Zeit und Energie, indem man nicht mehr auf alle bekannten Individuen gleichermassen intensiv zu reagieren braucht. Tatsächlich konnte durch Freilandversuche bei verschiedenen Vogelarten gezeigt werden, dass Territoriumsbesitzer auf den Gesang von benachbarten Territoriumsbesitzern anders (weniger intensiv) reagieren als auf den von fremden Tieren (Übersicht z.B. bei WILEY & WILEY, 1977). Für 2 Vogelarten, von denen bei einer die Paarpartner ihre Gesänge normalerweise in komplizierten Duetten vortragen, konnte zudem nachgewiesen werden, dass die Territoriums inhaber sogar die Gesänge der einzelnen Nachbarn individuell unterscheiden konnten: Vom Tonband vorgespielte Gesänge eines Reviernachbarn

riefen nur dann vom Territoriumsbesitzer ähnlich intensive Reaktionen hervor, wie Gesänge eines fremden Tieres, wenn sie von der 'falschen' Seite des Territoriums präsentiert wurden, also von einer Richtung, aus der der Gesang normalerweise nicht zu hören war (FALLS, 1969; FALLS & BROOKS, 1975; WILEY & WILEY, 1977).

Die Vorstellung von "kooperativer" Verschränkung der Duettsequenzen beim Siamang erhält eine wesentliche Stütze, wenn es zutrifft, dass von der Familie abspaltende subadulte Tiere normalerweise ihre Territorien angrenzend an die der Eltern einrichten, wie dies für den Kloss-Gibbon, *H. klossii*, gezeigt wurde (TENAZA, 1975a; TILSON, 1981), aber noch nicht für den Siamang. Die benachbarten Paare würden so einen erhöhten Verwandtschaftsgrad aufweisen. Eine Investition in eine gegenseitige gesangliche Bezugnahme zwischen den Gruppen würde die Erkennung von Eindringlingen erleichtern und somit nicht nur der eigenen territorialen Verteidigung dienen, sondern auch derjenigen der benachbarten Nachkommen. Allerdings ist auch der hier gefundene Verschränkungsmodus der Duettsequenzen ein Befund, der auf Gefangenschaftsbeobachtungen an einigen wenigen Paaren beruht und ebenfalls erst noch im Freiland bestätigt werden muss.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Siamangs äussern komplizierte Duettgesänge, für die bereits verschiedene funktionelle Interpretationen vorgeschlagen wurden. Obwohl Modelle vorliegen, die die evolutiven Bedingungen für das Phänomen des Duettierens hinreichend zu erklären vermögen, scheint nur eines davon potentiell dafür in Frage zu kommen, die enorme Komplexität des Siamang-Duettgesanges zu erklären. Die Hypothese, dass der Duettgesang zur Stärkung des Paarzusammenhaltes diene, wurde schon mehrfach für verschiedene duettierende Vogel- und Primatenarten vorgeschlagen. Dennoch fehlten bisher Untersuchungen, die tatsächlich zeigten, dass die dieser Hypothese zugrundeliegenden Voraussetzungen erfüllt sind. Mit dieser Studie liegen qualitative und quantitative Analysen des Duettgesanges in verschiedenen zeitlichen Phasen zweier in Gefangenschaft neugebildeter Siamang-Paare vor. Diese Daten liefern erstmals konkrete Hinweise darauf, dass tatsächlich eine paarbindende Wirkung für den Siamang-Gesang angenommen werden muss.

Die wichtigsten Resultate dieser Arbeit können wie folgt zusammengefasst werden:

1. Die untersuchten Duettgesänge der Siamangs zeigten während des Partner-Wechsels viele drastische Veränderungen.
2. Aber einige dieser Veränderungen sind auf individuelle Gesangseigenschaften des neuen Partners zurückzuführen, und bei einigen Veränderungen kann diese Möglichkeit zumindest nicht ausgeschlossen werden.
3. Von den hier definierten Duettvarianten traten 29% im einen Paar und 21% im anderen nur während der ersten Phase nach dem Part-

nerwechsel auf. Auch wenn angenommen wird, dass die mit dem Partneraustausch und der Ortsveränderung einhergehende erhöhte Erregung und Erregbarkeit der Tiere ebenfalls zum Auftreten von untypischen Duettsequenzen geführt habe, so scheint diese Beobachtung doch bereits darauf hinzuweisen, dass die neuen Paare ihr Duettverhalten aufeinander abstimmen mussten.

4. Tatsächlich verbleiben einige Veränderungen, die nur interpretiert werden können als ein Lernaufwand, mittels dessen ein Sänger sein Duettverhalten an dasjenige seines neuen Partners anpasst.
5. Als solche Veränderungen werden hier betrachtet:
 - der schnellere Bellrhythmus eines der beiden Weibchen (Ga) zu Beginn der Duettsequenz (quantitativer Parameter 2).
 - das häufigere Auslassen des Jauchzers am Ende der Duettsequenz bei einem der beiden Männchen (Na) (Duettvariante D21).
 - die erhöhte Häufigkeit des Lauttyps booms in den organizing sequences beider Männchen (Na, Bh).

Berichte, wonach sich paarspezifisches Duettieren erst nach längerer Übungszeit eingestellt habe, liegen für mehrere Vogel- und Primatenarten vor. Nicht jede Verbesserung im Duettverhalten muss jedoch auf einen partner-orientierten Lernaufwand zurückzuführen sein. Verbesserungen können auch erwartet werden im Zusammenhang mit ontogenetischen Prozessen.

Die beiden hier vorgestellten Fallstudien scheinen die ersten zu sein, die die eingangs aufgeführten Bedingungen erfüllen, welche der Paarbindungs-Hypothese zugrundeliegen: Die untersuchten Siamangs

waren adulte Tiere, die ein stabiles Gesangsmuster mit paarspezifischen Merkmalen zeigten. Nach dem Partneraustausch traten neue paarspezifische Merkmale auf, von denen einige auch klar auf einen partner-orientierten Lernaufwand eines oder beider Individuen zurückzuführen sind. Der von WICKLER (1980) vorgeschlagene hypothetische Mechanismus, wie Duette zwischen Geschlechtspartnern der Stärkung der Paarbindung dienen könnten, dürfte demnach auf die Siemang-Duette zutreffen und liefert zudem die einzige bisher vorgeschlagene biologische Funktion, die einen hohen Komplexitätsgrad als adaptiv erklären würde.

6. DANKSAGUNGEN

Ich freue mich, an dieser Stelle allen am Zustandekommen dieser Arbeit Beteiligten meinen Dank aussprechen zu dürfen:

Ich möchte den Leitungen der Zoos danken, deren Siamangs ich untersuchen durfte, insbesondere dem Direktor des Zürcher Zoologischen Gartens, Herrn Dr. P. WEILENMANN, dem Kurator, Herrn Dr. C.R. SCHMIDT, und ebenso dem Besitzer des Zoos Seeteufel in Studen, Herrn STEINER, und dem Kurator, Herrn H.-J. DIETRICH. Sie erlaubten mir, in den Zoos Zürich und Studen zu arbeiten, gewährten mir jegliche Unterstützung und versorgten mich mit den notwendigen Informationen zur Vorgeschichte der untersuchten Tiere. Besonders danken möchte ich hier aber auch den Tierpflegern Frau T. ALDER und Frau U. RATHFELDER in Zürich und Herrn und Frau M. und F. HILTEBRAND in Studen, die mich mit den Siamangs vertraut machten und meiner Arbeit in jeder Weise hilfreich entgegenkamen.

Mein herzlicher Dank geht an Herrn Prof. Dr. W. WICKLER für seine Gastfreundschaft am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen, wo ich die technischen Einrichtungen und die Bibliothek benützen durfte und wo mir bei der Auswertung meiner Daten von allen Mitarbeitern der Abteilung hilfreiches Entgegenkommen und wertvolle Anregungen zuteil wurden.

Herrn Dr. J. LAMPRECHT, der meine Arbeit in jeder Hinsicht unterstützte, gebührt mein besonders herzlicher Dank. Ihm verdanke ich auch zahlreiche Anregungen, Hinweise und die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Für die Anfertigung der Graphiken bin ich Frau B. KNAUER zu Dank verpflichtet, für seine Hilfe beim Zusammenstellen der Sonogramme Herrn H. KACHER. Frau R. von TAUFFKIRCHEN und Herr Dr. M. KAPPELER halfen mir bei der Beschaffung schwer zugänglicher Publikationen.

Während meiner Abwesenheit machte Herr U. CAPAUL freundlicherweise mehrere Tonbandaufnahmen für mich in Zürich. Zusätzliches Tonmaterial verdanke ich Herrn Dr. J. LAMPRECHT und Herrn Dr. C.R. SCHMIDT.

Für finanzielle Unterstützung danke ich der Graf Fabrice von Gundlach Payne-Smith-Stiftung.

Mein aufrichtiger Dank geht an Herrn Prof. Dr. J. BIEGERT dafür, dass er am Anthropologischen Institut der Universität Zürich auch Arbeiten mit eigenwilliger Thematik akzeptiert.

7. LITERATUR

- ALDRICH-BLAKE, F.P.G. & CHIVERS, D.J. 1973: On the genesis of a group of siamang. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 38: 631-636.
- APFELBACH, R. & DELGADO, J.M.R. 1970: Spontaneous and evoked vocalization in the white-handed gibbon *Hylobates lar* (Pongidae). *Amer. Zoologist* 10: 482.
- ARMSTRONG, E.A. 1963: A study of bird song. Oxford University Press, London, New York.
- BALDWIN, L.A. & TELEKI, G. 1976: Patterns of gibbon behavior on Hall's island, Bermuda. In: *Gibbon and siamang* (Rumbaugh, D.M.; ed.) 4: 21-105, Karger, Basel.
- BENNET, J. 1976: A summary on maintainig a breeding pair of siamangs in captivity. *Int. Zoo News* 23 (7): 22-25.
- BOURRET, R., vermutl. 1947: Les mammifères de l'Indochine: Les gibbons. Djakarta, Laboratoire des sciences naturelles de l'université Indochinoise, 40 pp.
- BOUTAN, L. 1913: Le pseudo-langage. Observations effectuées sur un anthropoïde: Le gibbon (*Hylobates leucogenys* Ogilby). *Acta Soc. Linn. Bordeaux* 67: 5-80.
- BROCKELMAN, W.Y. 1975: Gibbon populations and their conservation in Thailand. *Nat. Hist. Bull. Siam. Soc.* 26: 133-157.
- BROCKELMAN, W.Y.; ROSS, B.A. & PANTUWATANA, S. 1974: Social interactions of adult gibbons (*Hylobates lar*) in an experimental colony. In: *Gibbon and siamang* (Rumbaugh, D.M.; ed.) 3: 137-156, Karger, Basel.
- CALDECOTT, J.O. & HAIMOFF, E.H. 1983: Female solo singing by a wild lar gibbon in peninsular Malaysia. *Malay. Nat. J.* 36: 167-173.
- CARPENTER; C.R. 1940: A field study in Siam of the behavior and social relations of the gibbon (*Hylobates lar*). *Comp. Psychol. Monographs*, 16: 1-212.
- CARPENTER, C.R. 1976: Suspensory behavior of gibbons *Hylobates lar*. A photoessay. In: *Gibbon and siamang* (Rumbaugh, D.M.; ed.) 4: 1-20, Karger, Basel.
- CHIVERS, D.J. 1971: The Malayan siamang. *Malay. Nat. J.* 24: 78-86.
- CHIVERS, D.J. 1972: The siamang and the gibbon in the Malay Peninsula. In: *Gibbon and siamang* (Rumbaugh, D.M.; ed.), 1: 103-135, Karger, Basel.

- CHIVERS, D.J. 1973: An introduction to the socio-ecology of Malayan forest primates. In: Comparative ecology and behavior of primates (Michael, R.P. & Crook, J.H.; ed.), pp. 101-146, Academic Press, London.
- CHIVERS, D.J. 1974: The siamang in Malaya: A field study of a primate in tropical rain forest. Contributions to primatology 4: 1-335, Karger, Basel.
- CHIVERS, D.J. 1976: Communication within and between family groups of siamang (*Symphalangus syndactylus*). Behav. 57: 116-135.
- CHIVERS, D.J.; RAEMAEKERS, J.J. & ALDRICH-BLAKE, F.P.G. 1975: Long-term observations of siamang behaviour. Folia primatol. 23: 1-49.
- DAWKINS, R. 1976: The selfish gene. Oxford University press, London, New York.
- DELACOUR, J. 1934: Les gibbons Indochinois. Terre et vie 4 (1): 1-12.
- DELACOUR, J. 1942: Gibbons - the smallest apes. Animal Kingdom 45 (2): 34-39.
- ELLEFSON, J.O. 1968: Territorial behavior in the common white-handed gibbon, *Hylobates lar* Linn.. In: Primates: Studies in adaptation and variability (Jay, P.C.; ed.), pp. 180-199, Holt, Rinehart and Winston, New York.
- ELLEFSON, J.O. 1974: A natural history of white-handed gibbons in the Malay Peninsula. In: Gibbon and siamang (Rumbaugh, D.M., ed.) 3: 1-136, Karger, Basel.
- FALLS, B.J. 1969: Functions of territorial song in the white-throated sparrow. In: Bird vocalizations (Hinde, R.A.; ed.) pp. 207-232, Cambridge University Press.
- FALLS, B.J. & BROOKS, R.J. 1975: Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. Effects of location. Can. J. Zool. 53: 1412-1420.
- FARABAUGH, S.M. 1982: The ecological and social significance of duetting. In: Acoustic communication in birds. (Kroodsma, D.E.; Miller, E.H. & Ouellet, H.; eds.), pp. 85-124, Academic Press, New York, London.
- FOX, G.J. 1977: Social dynamics in siamang. Doctoral dissertation, University of Wisconsin, Milwaukee.
- GITTINS, S.P. 1978: Hark! The beautiful song of gibbon. New Scientist 80: 832-834.
- GITTINS, S.P. 1980: Territorial behavior in the agile gibbon. Int. J. Primatol. 1: 381-399.

- GOULD, E. 1983: Mechanisms of mammalian auditory communication. In: *Advances in the study of mammalian behavior*. (Eisenberg, J.F. & Kleiman, D.G.; eds.) *Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm.* 7: 265-342.
- GOUSTARD, M. 1965: Introduction à l'étude des émissions sonores des Hylobatines. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 7: 359-396.
- GOUSTARD, M. 1979: Les interactions acoustiques au cours des grandes émissions sonores des gibbons (*Hylobates concolor leucogenys*). *J. Psychol. Norm. Pathol.* 77: 133-156.
- GOUSTARD, M. & DEMARS, C. 1973: Structure et forme des segments du grand chant du gibbon (*Hylobates concolor*). *Bull. Biol. Fr. Belg.* 107: 171-187.
- HAGEN, B. 1890: Die Pflanzen- und Tierwelt von Deli auf der Ostküste Sumatras. *Tijdschrift Kon. Nederlandsch Aardrijkskundig Genootschap*. (2. Serie) 7: 1-240. Leiden, Brill.
- HAIMOFF, E.H. 1981: Video analysis of siamang (*Hylobates syndactylus*) songs. *Behav.* 76: 128-151.
- HAIMOFF, E.H., in press: Standardized terms for the analysis of gibbon songs. In: *The lesser apes: evolutionary and behavioural biology*. (Preuschoft, H.; Chivers, D.J.; Creel, N. & Brockelman, W.Y.; eds.), Edinburgh University Press, Edinburgh.
- HELVERSEN, D. von, 1980: Structure and function of antiphonal duets. *Acta XVII Congr. Int. Orn. Berlin* (Nöhring, R.; ed.) 1: 682-688.
- HESS-HAESER, J. 1971: Die Siamangs singen Duette. *Zolli* 26: 9-14, Basel.
- HILL, C.A. 1967: A note on the gestation period of the siamang, *Hylobates syndactylus*. *Int. Zoo Yearb.* 7: 93-94, London.
- HOLMAN, F.C. 1947: Birds of gold coast. *Ibis* 89: 623-650.
- HOOKER, T. & HOOKER, B.I. 1969: Duetting. In: *Bird vocalizations*. (Hinde, R.A.; ed.), pp. 185-205. Cambridge University Press.
- IBSCHER, L. 1964: Verhaltensstudien an Weisshandgibbons (*Hylobates lar*) im Zürcher Zoologischen Garten. Unpubl. Diplomarbeit, Zoolog. Inst. Universität Zürich.
- KAPPELER, M., in press: Vocal bouts and their significance for territory maintenance in the moloch gibbon of Java. In: *The lesser apes: evolutionary and behavioural biology*. (Preuschoft, H.; Chivers, D.J.; Creel, N. & Brockelman, W.Y.; eds.). Edinburgh University Press, Edinburgh.
- KAWABE, M. 1970: A preliminary study of the wild siamang gibbon, *Hylobates syndactylus*, at Frasers's hill, Malaysia. *Primates* 11: 285-291.

- KLOPFER, F.H. 1977: Communication in prosimians. In: How animals communicate. (Sebeok, T.A.; ed.), pp. 841-850. Indiana University Press, Bloomington & London.
- KUNKEL, P. 1974: Mating systems of tropical birds: The effects of weakness or absence of external reproduction-timing factors, with special reference to prolonged pair bonds. *Z. Tierpsychol.* 34: 265-307.
- LaMALFA, S. 1969: Trial and tribulations of captive siamangs at Milwaukee county zoo. *Int. Zoo News* 17: 275-277.
- LAMPRECHT, J. 1970: Duettgesang beim Siamang, *Symphalangus syndactylus* (Hominoidea, Hylobatinae). *Z. Tierpsychol.* 27: 186-204.
- MacKINNON, J. & MacKINNON, K. 1977: The formation of a new gibbon group. *Primates* 18: 701-708.
- MacKINNON, J. & MacKINNON, K. 1980: The behavior of wild spectral tarsiers. *Int. J. Primatol.* 1: 361-379.
- MARLER, P. 1965: Communication in monkeys and apes. In: Primate behavior. Field studies of monkeys and apes. (DeVore, I.; ed.) pp. 544-584. Holt, Rinehart and Winston, New York & London.
- MARLER, P. & TENAZA, R.R. 1977: Signaling behavior of apes with special reference to vocalizations. In: How animals communicate. (Sebeok, T.A.; ed.) pp. 965-1033. Indiana University Press, Bloomington & London.
- MARSHALL, J.T. & MARSHALL, E.R. 1976: Gibbons and their territorial songs. *Science* 193: 235-237.
- MARSHALL, J.T.; ROSS, B.A. & CHANTHAROJVONG, S. 1972: The species of gibbons in Thailand. *J. Mammal.* 53: 479-486.
- MAYNARD SMITH, J. 1977: Parental investment: A prospective analysis. *Anim. Behav.* 25: 1-9.
- McClure, H.E. 1964: Some observation of primates in climax dipterocarp forest near Kuala Lumpur, Malaya. *Primates* 5: 39-58.
- NAPIER, J.R. & NAPIER, P.H. 1967: A handbook of living primates. Academic Press, London & New York.
- POWER, D.M. 1966: Antiphonal duetting and evidence for auditory reaction time in the orange-chinned parakeet. *Auk* 83: 314-319.
- RAFFLES, T.S. 1821: Descriptive catalogue of a zoological collection, made on account of the honourable East India Company, in the island of Sumatra and its vicinity. *Linn. Trans.* 13: 239-274.

- ROBINSON, J.G. 1979a: An analysis of the organization of vocal communication in the titi monkey *Callicebus moloch*. *Z. Tierpsychol.* 49: 381-405.
- ROBINSON, J.G. 1979b: Vocal regulation of use of space by groups of titi monkeys *Callicebus moloch*. *Behav. Ecol. & Sociobiol.* 5: 1-15.
- ROBINSON, J.G. 1981: Vocal regulation of inter- and intragroup spacing during boundary encounters in the titi monkey, *Callicebus moloch*. *Primates* 22: 161-172.
- RÜHMEKORF, E. 1963: Lautäusserungen beim Siamang (*Symphalangus syndactylus*). *Der Zoolog. Garten (N.F.)* 28: 17-23.
- SCHRÖPEL, M. 1977: Die Lautgebung der Gibbons. Jahresbericht (XVIII) des Zoolog. Gartens Magdeburg 1977: 17-25.
- SCHULTZ, A.H. 1972: Polydactylism in a siamang. *Folia primatol.* 17: 241-247.
- SEIBT, U. & WICKLER, W. 1982: Rolle des Duettierens im Leben der Vögel. Max-Planck-Gesellschaft Jahrbuch 1982: 351-352, Verlag Vandenhoeck & Ruprecht, Göttingen.
- SELENKA, E. & SELENKA, L. 1925: Sonnige Welten. Ostasiatische Reise-skizzen. 3. Auflage, Kreidel, Berlin.
- SIEGEL, S. 1956: Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York & London.
- TEMBROCK, G. 1963: Probleme der Stammesgeschichte der Lautgebung. *Biol. Rundschau* 1: 97-104.
- TEMBROCK, G. 1970: Bioakustische Untersuchungen an Säugetieren des Berliner Tierparkes. *Milu* 3: 78-96.
- TEMBROCK, G. 1974: Sound production of *Hylobates* and *Symphalangus*. In: *Gibbon and siamang* (Rumbaugh, D.M.; ed.) 3: 176-205, Karger, Basel.
- TEMBROCK, G. 1977: Tierstimmenforschung. Die Neue Brehm Bücherei 250, Ziemsen Verlag, Wittenberg, Lutherstadt.
- TENAZA, R.R. 1975a: Territory and monogamy among Kloss' gibbons (*Hylobates klossii*) in Siberut island, Indonesia. *Folia primatol.* 24: 60-80.
- TENAZA, R.R. 1975b: The functions and taxonomic implications of singing among Kloss gibbon (*Hylobates klossii*) in the Mentwai islands. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 42: 334.
- TENAZA, R.R. 1976: Songs, choruses and countersinging among Kloss gibbons (*Hylobates klossii*) in Siberut island, Indonesia. *Z. Tierpsychol.* 40: 37-52.

- THIELCKE, G. 1961: Ergebnisse der Vogelstimmen-Analyse. J. Ornithol. 102: 285-300.
- THORPE, W.H. 1972: Duetting and antiphonal songs in birds: Its extent and significance. Behav., Suppl., 18: 1-197, Brill, Leiden.
- THORPE, W.H. 1973: Duet-singing birds. Sci. Amer. 229 (2): 70-79.
- THORPE, W.H. & NORTH, M.E.W. 1965: Origin and significance of the power of vocal imitation: With special reference to the antiphonal singing of birds. Nature 208: 219-222.
- THORPE, W.H. & NORTH, M.E.W. 1966: Vocal imitation in the tropical bou-bou shrike *Laniarius aethiopicus major* as a means of establishing and maintaining social bonds. Ibis 108: 432-435.
- TILSON, R.L. 1981: Family formation strategies of Kloss's gibbons. Folia primatol. 35: 259-287.
- TILSON, R.L. & TENAZA, R.R. 1976: Monogamy and duetting in an old world monkey. Nature 263: 320-321.
- WATSON, M. 1969: Significance of antiphonal song in the eastern whipbird, *Psophodes olivaceus*. Behav. 35: 157-178.
- WELCH, F.D. 1911: Observations in different gibbons of the genus *Hylobates* now or recently living in the society's gardens, and on *Symphalangus syndactylus*, with notes on skins in the Natural History Museum. Proc. Zool. Soc., Lond. 1911: 353-358.
- WENDT, H. 1968: Gibbons oder Langarmaffen. In: Grzimek's Tierleben, 10: 468-484, Kindler-Verlag, Zürich.
- WHITTEN, T. 1982: The gibbons of Siberut. Dent & sons Ltd., London & Toronto.
- WICKLER, W. 1974: Duette und Paarbindung bei Tieren. Mitt. Max-Planck-Ges. 1974: 237-252.
- WICKLER, W. 1980: Vocal duetting and the pairbond.-I. Coyness and partner commitment. A hypothesis. Z. Tierpsychol. 52: 201-209.
- WILEY, R.H. & WILEY, M.S. 1977: Recognition of neighbor's duets by stripe-backed wrens *Campylorhynchus nuchalis*. Behav. 62: 10-34.
- YERKES, R.M. & YERKES, A.W. 1929: The great apes. Yale University Press, New Haven.