

Diplomarbeit

Soziale Kommunikation bei Schopfgibbons (Gattung *Nomascus*) in zoologischen Gärten



Basel, August 2005

Vorgelegt von Andrea von Allmen
Diplomstudiengang Biologie I

Zoologisches Institut Universität Basel
Anthropologisches Institut Universität Zürich-Irchel

Betreuung:

Dr. Thomas Geissmann, Anthropologisches Institut Universität Zürich-Irchel
Prof. Dr. David G. Senn, Zoologisches Institut Universität Basel

Inhalt

1. Einleitung	1
1.1 Systematik der Hylobatidae.....	2
1.2 Schopfgibbons (Gattung <i>Nomascus</i>).....	3
1.3 Ökologie	3
1.4 Sozialverhalten	5
1.5 Kommunikation	5
2. Material und Methoden.....	7
2.1 Beobachtungsorte und beobachtete Individuen.....	7
2.2 Haltungsbedingungen.....	8
2.3 Pflegeablauf und Beobachtungsbedingungen.....	11
2.4 Datenaufnahme	11
2.5 Datenauswertung	12
2.6 Signalrepertoire.....	12
2.7 Kontextrepertoire	16
2.8 Statistik.....	17
3. Resultate.....	18
3.1 Häufigkeit von Signalen.....	18
3.2 Variabilität des Signalrepertoires.....	19
3.3 Individuelle Unterschiede im Gebrauch von Signalen	20
3.4 Ausführung taktiler Gesten.....	26
3.5 Ziel taktiler Gesten.....	32
3.6 Häufigkeit der verwendeten Kontexte	33
3.8 Flexibilität.....	37
3.9 Betrachtung der Signalkategorie.....	42
3.10 Aufmerksamkeitsstatus	47
3.11 Interaktionen zwischen Sender und Empfänger	49
3.12 Vergleich von Schopfgibbons mit Siamangs	50
4. Diskussion.....	54
5. Zusammenfassung	62
5.1 Zusammenfassung	62
5.2 Résumé.....	63
6. Dank.....	64
7. Literatur.....	65
8. Anhänge	69

1. Einleitung

*When a breeze blows in the pavilion, the cranes cry out,
when the moon rises over the passes, the gibbons call.*

Yü Hsin (6 Jh., zitiert in van Gulik, 1967, S.54)

In chinesischen Kulturzeugnissen waren Gibbons schon seit mehr als 2000 Jahren belegt. In Europa gehen die frühesten Aufzeichnungen wahrscheinlich auf Georg-Louis-Leclerc Buffon zurück, der die Tiere im 18. Jahrhundert in seiner "*Histoire Naturelle des Singes*" erwähnte (Buffon, 1767). Die erste systematische Freilanduntersuchung fand im Jahre 1937 durch C.R. Carpenter im Rahmen der Asian Primate Expedition statt (Carpenter, 1940). Anhand der Reiseberichte waren Gibbons damals zahlreich vertreten. Heute sind die Tiere vor allem durch Habitatsverlust und -fragmentation, Habitatsdegradation, Jagd und illegalen Handel stark bedroht (Geissmann, 2003b). Deshalb ist es wichtig die Gibbons und ihre Ansprüche zu erforschen, nur so sind gezielte Schutzmassnahmen möglich.

Die Stammesgeschichte von typisch menschlichen Eigenschaften ist von besonderem Interesse für das Verständnis der menschlichen Biologie. Unter diesen Merkmalen werden oft Selbsterkennung, Einfühlungsvermögen, aufrechter Gang, Werkzeuggebrauch, Kultur und Sprache genannt. Fast alle diese Fähigkeiten sind inzwischen auch bei nicht-menschlichen Primaten und zum Teil bei Nicht-Primaten nachgewiesen worden.

Bezüglich der Evolution der menschlichen Sprache sind noch viele Fragen offen. Deshalb wird in dieser Arbeit die Kommunikation genauer betrachtet. Neben der Evolution der Kommunikation ist hierbei auch die Phylogenie der Gibbons von Interesse. Es zeigte sich zunehmend, dass die Unterschiede zwischen den Artengruppen der Gibbons grösser sind als bisher angenommen, und dass wir von vier verschiedenen Gattungen ausgehen müssen (Roos & Geissmann, 2001). Es gibt nicht DEN typischen Gibbon, und man kann nicht länger davon ausgehen, dass wissenschaftliche Daten für eine Gibbongattung auch für andere Gibbons gelten (Geissmann et al., in press). Bisher sind ausser den territorialen Gesängen nur wenige Aspekte der Gibbonkommunikation untersucht worden (Geissmann, 1993). Das Repertoire der sozialen Kommunikation wurde bisher nur für den Siamang (*Symphalangus syndactylus*) systematisch untersucht (Liebal, 2001; Liebal et al., 2004b).

In der vorliegenden Studie wird erstmals die soziale Kommunikation der Schopfgibbons (Genus *Nomascus*) beschrieben und quantitativ untersucht. Zudem erlauben die hier erhobenen Daten erstmals einen statistischen Vergleich zwischen den Kommunikationsrepertoires der Schopfgibbons und der Siamangs.

Nach Chivers (1976) haben Siamangs einen engeren Gruppenzusammenhalt und daher ein kryptischeres Kommunikationsverhalten als andere Gibbons (spezifisch *H. lar*). Wenn die Hypothese stimmt, sollten Schopfgibbons ein auffälligeres, häufiger eingesetztes Kommunikationsrepertoire aufweisen als Siamangs. Diese Voraussage wird in der vorliegenden Arbeit getestet.

1.1 Systematik der Hylobatidae

Die Überfamilie der Hominoidea wird in zwei Familien eingeteilt: Die Gibbons oder Kleinen Menschenaffen (Hylobatidae) und die grossen Menschenaffen (Hominidae) mit *Pongo*, *Pan*, *Gorilla* und *Homo*.

Wie alle Menschenaffen sind Gibbons schwanzlos, weisen aber als einzige permanente Ischiakallositäten auf, die als ursprüngliches Merkmal der Altweltaffen (Catarrhini) interpretiert werden (Geissmann, 2003b). Dieses und andere ursprüngliche Merkmale (zum Beispiel zyklische Sexuelschwellungen bei Weibchen, wenn auch nur leicht ausgeprägt) sind ein Hinweis auf die frühe Abspaltung der Gibbons von der gemeinsamen Linie mit den grossen Menschenaffen vor ca. 20 - 12 Mio. Jahren (Fleagle, 1984).

Die Anatomie der Gibbons ist sehr einheitlich und hoch spezialisiert. Ein auffälliges Merkmal sind die langen Arme, die im Zusammenhang stehen mit der primären Fortbewegungsart, der Brachiation (Schwinghangeln). Die Hände mit den langen, leicht gekrümmten Fingern sind zu spezialisierten Greifhaken ausgebildet und daher in ihrer Manipulationsfähigkeit eingeschränkt.

Am Boden oder auf Ästen bewegen sich Gibbons im aufrechten, zweibeinigen Gang fort. Ein deutlicher Geschlechtsdimorphismus ist weder in der Körpergrösse noch in der Caninuslänge erkennbar. Neben ihrer variablen Farbgebung zeigen gewisse Arten eine geschlechtsdimorphe Färbung.

Die Gibbons bilden die arten- und zahlreichste Gruppe der Hominoidea – mit Ausnahme der Gattung *Homo*. Sie werden in vier Gattungen unterteilt: *Bunopithecus*, *Nomascus*, *Hylobates*, *Symphalangus* (Tabelle 1.1). Als Unterscheidungsmerkmale dieser Gruppen dienen Schädelform, Chromosomenzahl, Rufe, DNA-Sequenzen und zumindest teilweise die Körpergrösse.

Tabelle 1.1. Systematik der Gibbons nach Geissmann (2002).

Gattung	Diploide Chromosomenzahl	Gruppenamen	Arten
<i>Bunopithecus</i>	38	Hulocks	<i>B. hoolock</i>
<i>Nomascus</i>	52	Schopfgibbons, Concolor-Gruppe	<i>N. concolor</i> <i>N. sp. cf. nasutus</i> <i>N. gabriellae</i> <i>N. leucogenys</i> ^c
<i>Hylobates</i>	44	Kleingibbons, Lar-Gruppe	<i>H. agilis</i> ^a <i>H. klossii</i> <i>H. lar</i> <i>H. moloch</i> <i>H. muelleri</i> ^b <i>H. pileatus</i>
<i>Symphalangus</i>	50	Siamangs	<i>S. syndactylus</i>

^a einschliesslich *H. agilis albibaris*

^b einschliesslich *H. muelleri abotti* und *H. muelleri funereus*

^c einschliesslich *N. leucogenys siki*

1.2 Schopfgibbons (Gattung *Nomascus*)

Schopfgibbons wiegen im Freiland 7-10 kg (Geissmann, 2003b). Alle Arten weisen einen starken Geschlechtsdichromatismus auf. Die Männchen sind vorwiegend schwarz, bei gewissen Arten mit hellen Wangenfeldern. Sie weisen zudem verlängerte, senkrecht aufstehende Scheitelhaare auf. Die Weibchen sind beige mit schwarzem Scheitelfleck (Abbildung 1.1). Bemerkenswert ist der Wechsel in der Fellfarbe. Zunächst sind die Neugeborenen beige gefärbt, ohne dunkle Markierungen. Ab etwa 8 Monaten bis zu einem Alter von 1.5 Jahren färben sie sich zu schwarz um. Die männlichen Tiere behalten dann die schwarze Grundfarbe bei, während die Weibchen mit der Geschlechtsreife wieder hell werden (Geissmann, 1995, 2003b; Geissmann et al., 2000; Groves, 1972; Fischer, 1980, 1981; Lernould, 1990).



Abb. 1.1. Schopfgibbonfamilie (*Nomascus gabriellae*) aus Mulhouse. Rechts das adulte Männchen Dan, links das Weibchen Chloé mit Infans Tonkin.

1.3 Ökologie

Gibbons sind in den tropischen Regenwäldern Südost-Asiens beheimatet (Abbildung 1.2). Die Verbreitungsgebiete der Arten überschneiden sich kaum. Oft bilden Flüsse oder spezielle Waldtypen Grenzen zwischen einzelnen Arten (Konrad & Geissmann, 2006; Morris, 1943; Parson, 1940, 1941). Die heutige Formenvielfalt der Gibbons entstand wahrscheinlich erst innerhalb des Pleistozäns durch klimatische Veränderungen und wiederholte Veränderungen der Meereshöhe, die zur Isolierung von Refugien führten (Chivers, 1977; Ellefson, 1974).

Gibbonfamilien leben in festen Territorien von ca. 20 – 40 ha Grösse (Chivers, 2001; Leigton, 1987). Ausser dem Menschen haben sie kaum natürliche Feinde, in Frage kommen Leopard, grössere Pythons und Greifvögel (Carpenter, 1940; Gittins & Raemakers, 1980).

Mit der Spezialisierung auf das Fressen von Blättern und Früchten der äussersten Zweige (*terminal branch feeding*) haben sich Gibbons eine eigene ökologische Nische erschlossen (Grand, 1972). Ergänzt wird die pflanzliche Nahrung durch Weichtiere und Insekten (Chivers, 2001; Leighton, 1987).

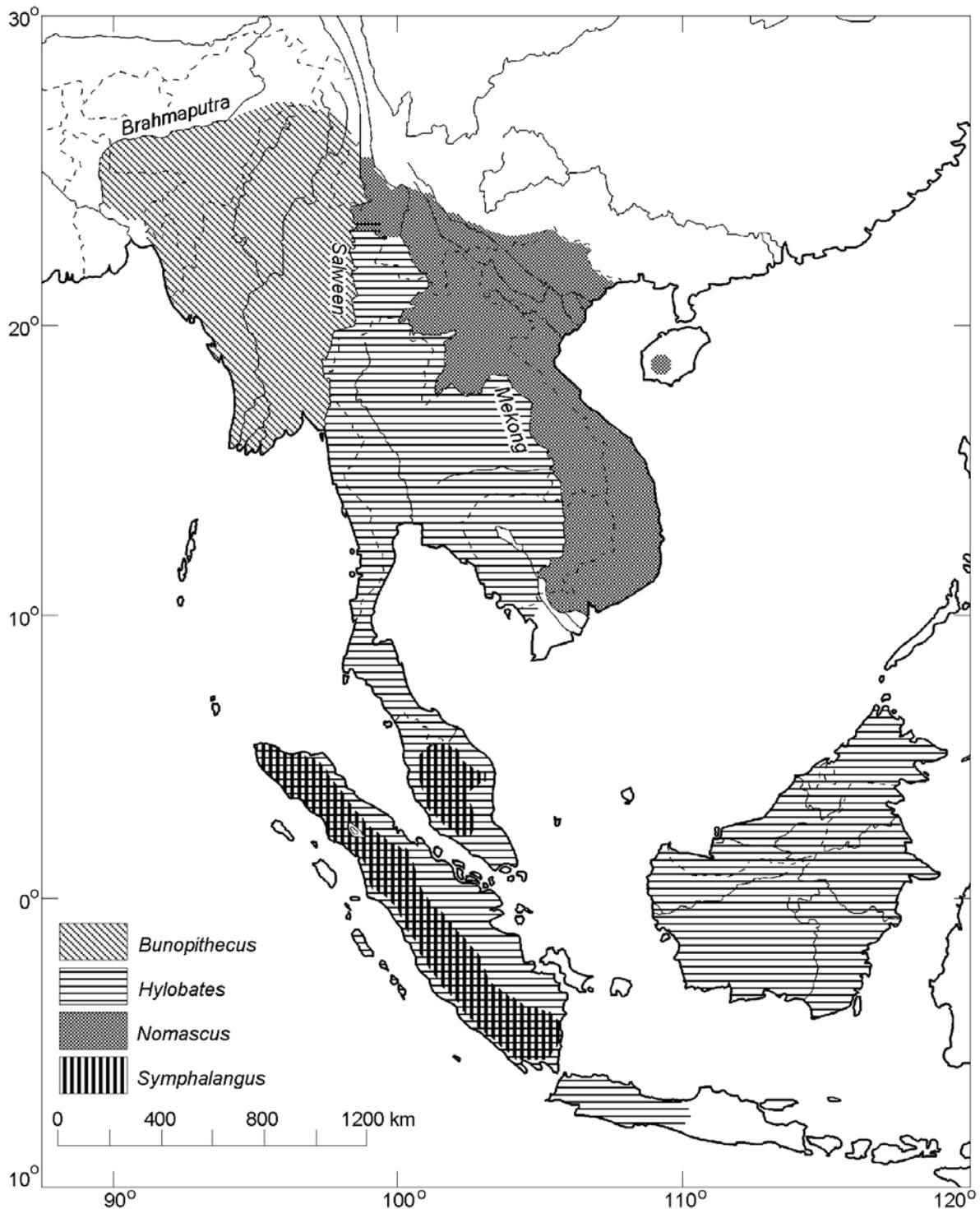


Abb. 1.2. Karte von Südost-Asien mit eingezeichneten Verbreitungsgebieten der vier Gibbon-Gattungen (nach Geissmann, 1995).

1.4 Sozialverhalten

Gibbons leben in der Regel monogam. Es kann aber vorkommen, dass verpaarte Männchen wie Weibchen mit einem fremden Partner kopulieren (Palombit, 1994; Reichard, 1995). Dass Schopfgibbons häufiger als andere Gibbons polygyne Gruppen bilden, wurde zwar verschiedentlich behauptet, konnte aber bisher, bei ungestörten Populationen von Schopfgibbons, nicht nachgewiesen werden (Geissmann et al., 2000). Monogamie ist unter Säugetieren wenig verbreitet und beschränkt sich auf weniger als 3% aller Säugetierarten (Kleiman, 1977) sowie auf 14% innerhalb der Gruppe der Primaten (Rutberg, 1983). Typische Merkmale der Monogamie, wie geringer Geschlechtsdimorphismus in Körpergrösse und ähnliches Rollenverhalten der Geschlechter, sind klar erkennbar. Andere Merkmale wie die väterliche Hilfe bei der Aufzucht der Jungen konnte nur beim Siamang regelmässig beobachtet werden, wo die Jungtiere im Alter von etwa zwei Jahren oft vom Vater herumgetragen werden (Chivers, 1974). Auch die Duettgesänge in den frühen Morgenstunden stehen im Zusammenhang mit der monogamen Lebensform, sie dienen der Verteidigung des Partners und / oder des Territoriums (Cowlshaw, 1992; Haimoff, 1983; Raemaekers, 1984). Verglichen mit anderen Hylobatiden sind die Gesänge der Schopfgibbons sehr stereotyp (Geissmann et al., in press), sie können zur systematischen Einteilung und zur Rekonstruktion der Phylogenie verwendet werden (Geissmann, 1993, 2002).

Eine Gibbonfamilie umfasst das adulte Paar und bis zu vier Jungtiere (Leighton, 1987). Die Jungtiere werden im Abstand von 2-3 Jahren geboren und etwa zwei Jahre lang gesäugt. Die ältesten Jungtiere konkurrieren immer stärker mit den Elterntieren, was mit der Zeit zur Ausgliederung aus der Gruppe führt (Ellefson, 1974; Fox, 1977).

In Zoos erreichen Schopfgibbons ein Alter zwischen 20 und 30 Jahren, im Freiland ist die Lebenserwartung etwas geringer (Geissmann, 2003a).

1.5 Kommunikation

Gibbons kommunizieren sowohl mit Nachbargruppen als auch innerhalb der Gruppe. Die Kommunikation zwischen den Gruppen steht hauptsächlich im Zusammenhang mit der Verteidigung des Territoriums, die Kommunikation innerhalb der Gruppe beeinflusst das Zusammenleben in der Gruppe. In dieser Arbeit wird ausschliesslich auf die Kommunikation innerhalb einer Gruppe fokussiert.

Um den Begriff Kommunikation einheitlich anzuwenden, wird die die Definition von Rogers und Kaplan (2000) verwendet:

1. Ein Kommunikationssystem besteht aus einem Sender und Empfänger, zwischen diesen findet Informationsübertragung statt. Der Sender produziert ein bestimmtes Signal, welches über ein Medium (taktile, visuell, chemisch, akustisch) an einen Empfänger übertragen wird, der dieses Signal interpretiert.
2. Wichtig für die Umschreibung von Kommunikation ist auch die Intentionalität. Damit ein Signal als kommunikativ erkannt und erfasst wird, muss beim Sender eine Absicht erkennbar sein. Das Signal muss an den Empfänger gerichtet sein; zufällige, ungerichtete Verhalten stellen keine Kommunikationselemente dar.

Intentionalität wiederum ist charakterisiert durch:

1. Konsistenz: das Signal wird wiederholt in einem bestimmten Kontext beobachtet. Es können Sender und Empfänger identifiziert und die Reaktion des Empfängers verfolgt werden (Strier, 2000).
2. Flexibilität: Das Signal wird in verschiedenen Kontexten eingesetzt bzw. in einem Kontext werden unterschiedliche Signale verwendet (Tomasello et al., 1994). Im Gegensatz zur Kommunikation durch stereotype Verhaltensweisen kann der Sender bei der

Benutzung flexibler Signale vorausgegangene Interaktionen berücksichtigen und damit folgende Aktion beeinflussen. Dabei spielen der soziale Kontext ebenso eine Rolle wie der Aufmerksamkeitsstatus des Empfängers. Die einzelnen Signale werden aus einem variablen Repertoire ausgewählt (Chadwick-Jones, 1998).

3. Sozialer Bezug: Der Sender setzt das Signal gerichtet gegenüber einem Empfänger ein.

2. Material und Methoden

2.1 Beobachtungsorte und beobachtete Individuen

In 5 Zoos wurden 7 Gruppen von Schopfgibbons beobachtet (Tabelle 2.1). Insgesamt umfassten die Gruppen 28 Tiere. Kriterium bei der Auswahl der Gruppe war, dass sie ein adultes Paar und mindestens ein Jungtier umfasste. Die Einteilung in die Altersklassen infant (0-2 Jahre), juvenil (2-4 Jahre), subadult (4-6 Jahre) und adult (ab 6 Jahre) erfolgte nach Geissmann (1991, 1993). Wenn in der Arbeit von Jungtieren die Rede ist, umfasst dies die Altersklassen Infans, Juvenil und Subadult. Wenn von Alters/Geschlechtsklassen die Rede ist, werden einzig die Adulten Tiere zusätzlich in Männchen und Weibchen aufgeteilt.

Die Daten wurden in der Zeit zwischen April und September 2004 aufgenommen: Mulhouse (13.4. – 18.5.2004), Duisburg (23.6. – 6.7.2004), Osnabrück (8.7. – 19.7.2004), Doué-la-Fontaine (24.8. – 1.9.2004), Besançon (3.9. – 9.9.2004).

Tabelle 2.1. Beobachtungsorte und beobachtete Individuen. In Mulhouse wurden drei Gruppen Schopfgibbons, in allen anderen Zoos eine Gruppe gehalten. Die folgende Aufzählung beginnt in jeder Gruppe mit dem adulten Paar, gefolgt von den Jungtieren, beginnend mit dem Ältesten. Für jedes Tier sind Name, Geburtsdatum, Geburtsort, Alter zu Beginn der Studie, Altersklasse und Geschlecht angegeben. Das jüngste Tier in Doué-la-Fontaine hat noch keinen Namen und wird in dieser Arbeit "Chéri" genannt. Unter Taxon werden folgende Abkürzungen verwendet: leuc = *Nomascus leucogenys leucogenys*, siki = *N. leucogenys siki*, gab = *N. gabriellae*.

Zoo	Gruppe	Taxon	Name	Geburtsdatum	Geburtsort	Alter (Jahre/Monate)	Altersklasse	Geschlecht	
Besançon		gab	Manau	26.5.1996	Mulhouse	8/04	adult	m	
			Gabrielle	6.3.1993	Hongkong	11/06	adult	w	
			Leeloo	12.2.2003	Besançon	1/07	infant	m	
Doué-la-Fontaine	gab		Yang	7.8.1986	L.A.	18	adult	m	
			Emilie/Tai	1.8.1975	Freiland	29	adult	w	
			Basmati	5.10.2000	Doué-la-Fontaine	3/10	juvenil	w	
			"Chéri"	11.5.2003	Doué-la-Fontaine	1/03	infant	m	
Duisburg		leuc	Charly	ca. 1973	Freiland	31	adult	m	
			Sophie	ca. 1974	Freiland	30	adult	w	
			Remus	26.6.1996	Duisburg	8	adult	m	
			Sulu	7.4.2000	Duisburg	4/02	subadult	m	
			Clif	27.8.2002	Duisburg	1/10	infant	m	
Mulhouse	1	siki	Dorian	23.12.1989	München	14/04	adult	m	
			Fanny	13.6.1993	Mulhouse	10/10	adult	w	
			Tai-Chi	19.8.2002	Mulhouse	1/08	infant	m	
	2	leuc		Jack	ca. 1975	Freiland	29	adult	m
				Connie	1.4.1990	Doué-la-Fontaine	14	adult	w
				Paco	15.11.1999	Mulhouse	4/05	subadult	m
				Tao	23.7.2002	Mulhouse	1/09	infant	m
	3	gab		Dan	~Okt. 1991	Freiland	12	adult	m
				Chloé	6.1.1990	Mulhouse	14/03	adult	w
				Oléa	18.8.1998	Mulhouse	5/08	subadult	w
				Robin	25.11.2000	Mulhouse	3/05	juvenil	m
				Tonkin	18.9.2002	Mulhouse	1/07	infant	m
Osnabrück		leuc	Otti	ca. 1986	Freiland	18	adult	m	
			Lena	3.9.1987	Hannover	16/10	adult	w	
			Jerry	25.3.1999	Hannover	5/04	subadult	m	
			Golum	9.2.2003	Osnabrück	1/05	infant	m	

2.2 Haltungsbedingungen

Besançon

Der Zoo von Besançon lag innerhalb einer ehemaligen Festung. Alle Tiere waren in Volières gehalten, so auch die Gibbon-Gruppe (Abbildung 2.1). Meist konnten die Tiere frei in den Innenkäfig wechseln, wo sie vor Besuchern abgeschirmt waren. Während meiner Beobachtungszeit hielten sich die Tiere vorwiegend im Freien auf, und ich habe sie auch nur dort gefilmt. Der Boden war mit Gras bewachsen, und diverse Kletterutensilien waren im Käfig angebracht. Die Länge der Volière betrug ca. 7 m, die maximale Breite 6 m und die Höhe 3 m.



Abb. 2.1. Gibbonkäfig im Zoo Besançon.

Doué-la-Fontaine

In Doué-la-Fontaine bewohnte die 4-köpfige Gibbonfamilie eine von einem Wassergraben umgrenzte Insel (Abbildung 2.2, links). Die Insel hatte eine ovale Form und war an den breitesten Stellen ca. 10 m lang und 6 m breit. Sie war bewachsen und verfügte über eine kleine Gruppe hoher Bäume, so dass die Tiere nicht gezwungen waren, sich am Boden aufzuhalten. Auf der Insel hatte es auch eine kleine Holzhütte als Unterschlupf und Seile als zusätzliche Hangelmöglichkeit. Über einen unterirdischen Gang konnten die Tiere in den Innenkäfig gelangen, wo sie auch gefüttert wurden.



Abb. 2.2. Links: Gibboninsel in Doué-la-Fontaine; links unten ist ein Teil des Wassergrabens erkennbar. Rechts: Gibbonkäfig im Affenhaus Duisburg. In der Mitte des Bildes hinter den Hangelmöglichkeiten befindet sich der Durchgang zum Aussenkäfig.

Duisburg

Der Gibbonkäfig (Abbildung 2.2, rechts) stellte ein Provisorium dar, und es war geplant, dass die Gruppe baldmöglichst einen grösseren Käfig beziehen sollte. Die Grundfläche von Innen- sowie Aussenkäfig betrug ca. je 4 x 4 m und die Höhe ca. 6 m. Die Tiere konnten durch einen Durchgang zwischen Innen- und Aussenkäfig wechseln. Während meiner Beobachtungszeit hielten sich die Tiere bevorzugt im Innenkäfig auf, da das Wetter ziemlich kalt war. Für die Besucher war nur der Innenkäfig zugänglich, und auch ich habe meine Filmaufnahmen darauf beschränkt. Der Boden des Käfigs bestand aus Beton. Darauf wurden ab und zu Holzsplitter und Stroh gelegt. Die Seitenwände aus Glaskacheln dienten gleichzeitig als Abgrenzung zum Nachbarkäfig. Zu den Besuchern hin bestand eine Schranke aus Drahtgitter. Ein Körperkontakt zwischen Tieren und Besuchern konnte dadurch nicht ausgeschlossen werden. Die Decke wurde durch Drahtgitter gebildet, an dem die Gibbons hangeln konnten.

Mulhouse

Zum Zeitpunkt meiner Beobachtungen konnte ich die Tiere in den Aussenanlagen filmen. Diese waren um den Komplex der Innenanlagen angeordnet (Abbildung 2.3). Tagsüber hielten sich die Tiere in den Aussenanlagen auf, nachts in den Innenkäfigen. Eine Seite der Aussenkäfige wurde immer durch die Aussenwand des Innenkäfigs gebildet. Die Besucher konnten sich bei jedem Käfig von einer Seite nähern und die Tiere durch eine Glasscheibe beobachten. Die anderen Seiten sowie die Decke bestanden aus Drahtgitter. Neben den Käfigen wuchs Bambus, so dass die Tiere dort von Nachbarn und Besuchern etwas abgegrenzt waren. Der Boden hatte natürlichen Bewuchs. In allen Käfigen gab es Sitzmöglichkeiten aus Holz und Hangelmöglichkeiten. Die Grundflächen-Masse betragen ca. 4 m x 4 m

(3-er Gruppe), 5 m x 4 m (4-er Gruppe) und 6 m x 6 m (5-er Gruppe). In der Höhe massen alle Käfige ca. 4 m.



Abb. 2.3. Mulhouse1 und Mulhouse2. Links die Aussenanlage der 5er-Gruppe (*Nomascus gabriellae*), rechts die Aussenanlage der 4er-Gruppe (*N. leucogenys*). Der Käfig der 3er-Gruppe (*N. leucogenys siki*) ist nicht abgebildet.

Osnabrück

Die 5 Tiere hielten sich bevorzugt im Aussenkäfig auf (Abbildung 2.4). Ein künstlicher Felsen aus Spritzbeton bildete die Rückwand, alle anderen Seiten waren durch Gitter abgegrenzt. Der Boden war natürlich bewachsen und ein kleiner Bach floss mitten durch die Anlage. Die Grundfläche des Käfigs mass ca. 10 x 3 m, und die Höhe betrug etwa 4 m. Die Nacht verbrachten die Tiere im sehr viel kleineren Innenkäfig, der von den Besuchern durch eine Glasscheibe eingesehen werden konnte. Zusätzliche Hangel- und Spielmöglichkeiten bildeten zahlreiche Bambusstangen, Seile, Hängematten, Stämme und Sitzmöglichkeiten.



Abb. 2.4. Gibbon-Aussenkäfig im Zoo Osnabrück.

2.3 Pflegeablauf und Beobachtungsbedingungen

Besançon

Am Morgen wurden die drei Gibbons mit Trockenfutter gefüttert und abends mit Früchten und Gemüse; beide Fütterungen fanden im Innenkäfig statt. Dazwischen frassen die Gibbons Vegetation im Käfig.

Doué-la-Fontaine

Morgens bekamen die Tiere Krokette (Trockenfutter). Um etwa 13 Uhr warf der/die jeweilige Pfleger/in jedem Tier einige Stücke Früchte oder Krokette zu. Im Innenraum standen dauernd Früchte und Gemüse zur Verfügung, wobei am Nachmittag frisches Futter bereitgelegt wurde. Während des ganzen Tages suchten die Gibbons auch auf der Insel nach Nahrung. Ab und zu warfen Besucher Popcorn auf die Insel.

Duisburg

Am Morgen erhielten die Tiere Getreidekrokette und um 15 Uhr Früchte und Gemüse. Zwischendurch bekamen sie mehrmals wöchentlich Äste mit Blättern. Am Vormittag wurden die Innenkäfige geputzt und die Tiere waren im Aussenkäfig.

Mulhouse

Die Tiere erhielten am Morgen Trockenfutter, abends im Innenkäfig Früchte, Gemüse und in Milch (mit Vitaminzusatz) eingeweichtes Brot. Tagsüber frassen sie von der Vegetation, die ihnen im Aussenkäfig zur Verfügung stand.

Osnabrück

Morgens, bevor die Gruppe nach draussen gelassen wurde, wurden Früchte und Gemüse im Aussenkäfig bereit gelegt. Nach gleichem Prinzip erhielten die Gibbons abends Früchte und Gemüse im Innenkäfig. Zwischendurch suchten die Tiere pflanzliche Nahrung, und von Zeit zu Zeit ergänzten die Pfleger das Nahrungsangebot mit Nüssen, Fisch, Papageienfutter und Joghurt.

2.4 Datenaufnahme

Alle Beobachtungen wurden auf Video aufgezeichnet. Dazu wurden eine Panasonic NV-MX5EG-Kamera mit ausklappbarem Bildschirm und MiniDV-Videokassetten von TDK verwendet. Um Spiegeeffekte zu reduzieren und die Farbechtheit der Aufnahmen zu verbessern wurde ein Polarisationsfilter von HOYA benutzt. Fotos entstanden mit einer Minolta-Kamera RIVA ZOOM 115EX und Filmen von Kodak.

Es wurde immer ein Tier ausgewählt, das während 15 Minuten Fokustier war ("focal-animal-sampling" nach Altmann, 1974). Jedes Tier war während insgesamt 10 Stunden Fokustier. Nur bei Charly fehlten 15 Minuten Filmmaterial. Das gesamte Filmmaterial von allen 28 Tieren betrug 279.75 Stunden.

Wenn sich ein Fokustier ausser Sichtweite bewegte, wurde das Filmen unterbrochen, ausgenommen alle anderen Tiere waren in Sichtweite, so dass Interaktionen ausgeschlossen werden konnten.

Die Beobachtungen fanden jeweils zwischen 09:00 und 17:00 statt und die Fokuszeiten für jedes Tier wurden gleichmässig über den Tagesverlauf verteilt.

2.5 Datenauswertung

Zur Auswertung wurde die oben erwähnte Kamera an einen Fernsehapparat von Bang & Olufsen MX 5500 angeschlossen. Die “slow-play”-Taste und der auf Video gesprochene Kommentar wurden zur Erkennung von Details verwendet. Die Daten der Video-Auswertung wurden direkt in einer Excel-Tabelle erfasst. Es wurden alle intentionalen Signale berücksichtigt, die das Fokustier während der Beobachtungszeit innerhalb der Gruppe gesendet oder empfangen hat.

Alle Signale wurden mit fortlaufenden Nummern versehen und als Zahlencode verschlüsselt. Der Code enthielt die Information über die Art des Signals und, falls möglich, ausführende und betroffene Körperteile. Weiter wurde festgehalten, wer Fokustier, Sender und Empfänger war, wie der Empfänger auf das Signal reagierte und in welchem Kontext das Signal stand. Jedem Signal wurden Bandnummer, Bandzeit, Datum und Tageszeit der Aufnahme zugeordnet. Folgten mehrere Signale aufeinander, wurden sie nur als neu erfasst, wenn mindestens 5 Sekunden zwischen den Signalen lagen.

Aus Gründen der Übersicht wurden die Signale in vier Kategorien unterteilt:

- 1) Gestik
 - Taktile Gesten
 - Visuelle Gesten
- 2) Mimik
- 3) Akustik
- 4) Handlungen

2.6 Signalrepertoire

Alle in der Arbeit beobachteten Signale werden nach Kategorien und innerhalb dieser in alphabetischer Reihenfolge beschrieben:

Gestik taktil

- Anstupsen: Ein Tier berührt den Empfänger mit einer schnellen Bewegung der Hand oder des Fusses. Im Gegensatz zum “Schlagen” ist das Signal kürzer, sanfter und es handelt sich nicht um eine weit ausholende Bewegung.
- Dirigieren: Gezieltes aber sanftes Leiten eines Tieres (Abbildung 2.5).



Abb. 2.5. Dirigieren. Das Weibchen Chloé (*Nomascus gabriellae*) dirigiert mit der rechten Hand den Kopf des Infans Tonkin von einer Seite zur anderen.

- Festhalten: Der Sender ergreift den Empfänger und hält daran fest, ohne dabei zu ziehen.
- Gegenstand rütteln: Das Signal ausführende Tier schüttelt den Empfänger indirekt indem es am Gegenstand rüttelt, an dem sich der Empfänger festhält.

- **Gegenstand wegnehmen:** Meist mit einer schnellen Bewegung entwendet der Sender dem Sozialpartner einen Gegenstand, den dieser festhält (Abbildung 2.6).



Abb. 2.6. Gegenstand wegnehmen. Der juvenile Robin (*Nomascus gabriellae*) springt von rechts auf das Sitzbrett und nimmt der subadulten Oléa (links) den Ast weg, an dem sie nagt.

- **Hand ablösen:** Ein Tier löst gezielt die Finger, die der Partner braucht, um sich festzuhalten (Abbildung 2.7).



Abb. 2.7. Die subadulte Oléa (*Nomascus gabriellae*), rechts auf dem Sitzbrett, löst die rechte Hand des unten am Brett hängenden Infans Tonkin.

- **Sanfte Berührung:** Leichte Berührung mit Hand oder Fuss, schwächer als “Anstupsen”.
- **Schlagen:** Das Tier führt mit einer ausholenden Bewegung des Armes einen Schlag mit der Hand auf eine beliebige Körperstelle des Empfängers aus.
- **Schütteln eines Körperteils des Empfängers:** Der Empfänger wird vom Sender an einem Körperteil festgehalten und dieses wird wiederholt auf und ab bewegt.
- **Umarmen:** Ein Tier umgreift den Partner, meist mit beiden Armen.
- **Wegstossen:** Der Sender stösst den Partner mit einer kurzen, kräftigen Bewegung von sich weg.
- **Ziehen:** Ein Tier ergreift mit Hand oder Fuss den Empfänger an beliebiger Körperstelle und führt eine kurze, ruckartige Bewegung aus.

Gestik visuell

- Arm nach etwas ausstrecken: Das signalisierende Tier streckt eine Extremität in Richtung Empfänger aus (Abbildung 2.8).



Abb. 2.8. Das adulte Weibchen Lena (*Nomascus leucogenys*) streckt die rechte Hand aus, um nach Futter zu betteln. Dieses Signal ist an die Besucher gerichtet und würde nicht als intraspezifisches Kommunikationssignal erfasst.

- Arm zum Schlag ausholen: Ein Tier führt eine weit ausholende Bewegung aus, es folgt aber kein Schlag.
- Aufforderndes Umblicken: Das signalisierende Tier läuft vom Empfänger weg, blickt aber immer wieder zu diesem zurück (Abbildung 2.9).



Abb. 2.9. Nach dem Balgen läuft die juvenile Basmati (*Nomascus gabriellae*) von ihrem Spielpartner weg, schaut aber immer wieder zu diesem zurück, um ihn zur Verfolgung aufzufordern.

- Körper ruckartig hochziehen: Der Sender sitzt oder hängt vor dem Empfänger und bewegt den Körper wiederholt in sehr kurzen, ruckartigen Bewegungen.
- Körperteil zur Fellpflege anbieten: Ein Tier positioniert sich direkt vor dem Sender und bietet ein Körperteil an. Oft hält es dabei den Kopf nach unten und die Anogenitalregion nach oben.
- Turnen vor Empfänger: Ein Tier turnt direkt vor dem Empfänger.

Mimik

- Drohgesicht: Der Sender zeigt seinem Gegenüber mit hochgezogenen Lippen die Zähne.
- Mund auf und zu: Wiederholtes Öffnen und Schliessen des Mundes.

- **Mund offen halb:** Der Mund wird leicht geöffnet, die Zähne sind nicht zu sehen.
- **Mund offen voll:** Wie beim Drohgesicht sind die Zähne zu sehen, die Lippen sind aber weniger stark nach oben und hinten gezogen.
- **Spielgesicht:** Der Mund ist leicht geöffnet und der Sender verharrt einige Sekunden in diesem Zustand, so dass das Gesicht fast maskenhaft wirkt (Abbildung 2.10).



Abb. 2.10. Im linken Bild der subadulte Paco (*Nomascus leucogenys*) und im rechten Bild der subadulte Jerry (*Nomascus leucogenys*) mit geöffnetem Mund während dem Balgen.

Akustik

- **Futterlaut:** Langer, tiefer, gut hörbarer Ton (“ooohh”).
- **Hohe Töne:** Oft nicht sehr laute, sehr variable, hohe Töne.
- **Hungerlaut:** Langedzogener, hoher und gut hörbarer Ton, ähnlich einem Vogel (“uiiiit”). Je nach Situation eher leidend oder fordernd.
- **Paarungslaut:** Sehr hohes, lautes Quietschen.
- **Schimpfen:** Kurzer Ton, oft wiederholt. Sehr variabel in der Tonlage, Beginn meist tief, bei Steigerung hoch.

Handlungen

- **Anspringen:** Der Sender springt den Empfänger an und hält sich ausschliesslich an diesem fest.
- **Balgen:** Zwei Tiere spielen über längere Zeit miteinander. Inbegriffen sind hier mimische und akustische Signale, die das Spiel fast immer begleiten (Abbildung 2.11).



Abb. 2.11. Die juvenile Basmati (*Nomascus gabriellae*) beim Balgen mit dem Infans “Chéri”. In Zoos findet Balgen auch oft am Boden statt.

- **Beissen:** Meist mit einer schnellen Bewegung beißt der Sender den Empfänger an einer beliebigen Stelle.
- **Jagen:** Schnelle Verfolgung des fliehenden Partners (Abbildung 2.12).



Abb. 2.12. Das Infans "Chéri" (*Nomascus gabriellae*) verfolgt die juvenile Basmati am Boden. Dieses Signal kann man oft auch schwinghangelnd beobachten.

- **Jungtier zum Absteigen auffordern:** Die Mutter nimmt eine nach vorne gebückte Haltung ein.
- **Purzelbaum:** Purzelbaum direkt vor dem Empfänger.

2.7 Kontextrepertoire

Für jedes beobachtete Signal wurde, soweit möglich, der Kontext erfasst. In dieser Arbeit werden elf verschiedene Kontexte unterschieden, neutrale Umschreibungen für die Ausgangssituation des Signals. Nachfolgend werden die in dieser Arbeit verwendeten Kontexte in alphabetischer Reihenfolge beschrieben.

- **Agonismus:** Signale, die dem Partner gegenüber ablehnend sind.
- **Angst:** Beim Empfänger ist zu erkennen, dass er Angst hat.
- **Fellpflege:** Alle Signale, die im Zusammenhang mit Fellpflege auftreten.
- **Gesang:** Dazu zählen nicht nur Signale die den Gesang direkt betreffen, sondern alle Signale, die zeitlich mit dem Gesang zusammen fallen.
- **Interesse:** Ein Tier nähert sich einem anderen aus Neugier. Diese bezieht sich nur indirekt auf das Tier und gilt in erster Linie einem Objekt oder einer Handlung.
- **Kinderbetreuung:** Signale, die im Zusammenhang mit der Betreuung des Infans stehen wie Tragen, Säugen, Fellpflege.
- **Sexualität:** Dazu zählen Signale im Zusammenhang mit Sexualität. Diese können zwischen den Sexualpartnern selbst ausgetauscht werden aber auch zwischen einem Sexualpartner und einem unbeteiligten Gruppenmitglied. Ein Beispiel für Letzteres wären Paarungsstörungen durch Jungtiere.
- **Sozialkontakt:** Ein Tier interessiert sich direkt für einen Sozialpartner.

- **Spiel:** Signale, die stattfinden, währenddem zwei oder mehrere Partner zusammen spielen. Auch hier sind Handlungen zwischen den Spielpartnern als auch Signale von Unbeteiligten zu Spielenden Individuen zusammengefasst.
- **Unbekannt:** Alle Signale, die vom Beobachter keinem Kontext zugeordnet werden können.
- **Vermeidung:** Signale, mit der Absicht Distanz zum Sozialpartner zu schaffen.

2.8 Statistik

Alle statistischen Berechnungen wurden auf einem Macintosh-G4-Computer mit Hilfe der Programme SPSS 11 für Mac OS X, GraphPad Prism 4.0b und StatView 5.0.1 durchgeführt.

Da die Daten nicht normalverteilt waren, wurde non-parametrische Statistik verwendet. Folgende Tests kamen zur Anwendung:

- Vergleiche der Händigkeit innerhalb einer Gruppe (gepaarte Variablen): Wilcoxon-Test
- Vergleiche zwischen Gibbongruppen oder zwischen Alters/Geschlechtsklassen (ungepaarte Variablen):
 - Zwei Variablen: Mann-Whitney-*U*-Test (Um bei der Verwendung des Mann-Whitney-*U*-Tests statistisch signifikante Daten zu erhalten, wurden sieben Gibbon-Gruppen beobachtet).
 - Mehr als zwei Variablen: Kruskal-Wallis-Test und, falls signifikant, anschließende paarweise Überprüfung mit dem Dunn post hoc Test.
- Zum Vergleich der Häufigkeiten im Gebrauch der Extremitäten wurde der Chi-Quadrat-Anpassungstest verwendet.
- Zum Geschlechtsvergleich der Signalgebung in Abhängigkeit vom Aufmerksamkeitssatus des Empfängers wurde die Chi-Quadrat-Vierfeldertafel verwendet.

Alle Tests wurden zweiseitig und mit einer Signifikanzschwelle von $p = 0.05$ durchgeführt.

3. Resultate

3.1 Häufigkeit von Signalen

Anhang 1 zeigt eine Übersicht über die in folgenden Abbildungen verwendeten Stichprobengrößen.

In der gesamten Beobachtungszeit wurden 5705 Kommunikationsereignisse registriert. Abbildung 3.1 zeigt, wie oft jedes Signal pro Stunde durchschnittlich verwendet wurde. Die absolute Häufigkeit jedes Signals wurde dazu durch die Anzahl Beobachtungsstunden (179.75) dividiert.

Insgesamt wurden 34 Signale eingesetzt wobei “Balgen” das mit Abstand am häufigsten verwendete Signal war (durchschnittlich 7.8 Mal/Stunde), gefolgt von “Festhalten” und “Schlagen”. Handlungen und taktile Gesten wurden viel häufiger verwendet als visuelle Gesten, Mimik und Akustik.

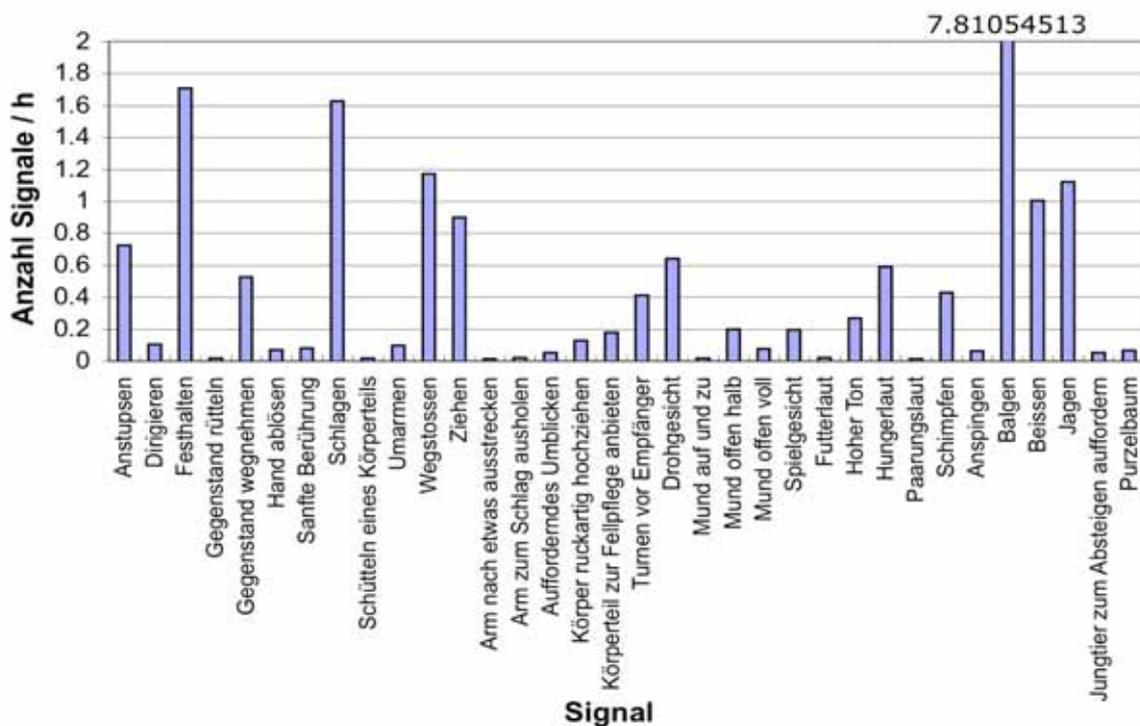


Abb. 3.1. Durchschnittliche Häufigkeit aller untersuchten Signale pro Stunde. Die Signale sind nach den Kategorien Gestik taktile, Gestik visuell, Mimik, Akustik, Handlungen und innerhalb dieser Kategorien alphabetisch geordnet. (Datenquelle: alle Signale, N = 5705 Signale).

Die durchschnittliche Häufigkeit der gesendeten Signale nimmt mit zunehmendem Alter kontinuierlich ab (Infans: 1.29 Signale / Stunde, Juvenile: 1.23 Signale / Stunde, Subadulte: 1.03 Signale / Stunde, Adulte: 0.32 Signale / Stunde).

Der Vergleich der Signalfrequenzen zwischen den Gruppen ergab nur für zwei der Signale (“Mund offen halb” und “Drohgesicht”) einen signifikanten Unterschied (Kruskal-Wallis-Tests, $p < 0.05$). In beiden Fällen waren die anschließenden Dunn post hoc Tests

jedoch nicht signifikant ($p > 0.05$). Die statistischen Resultate des Gruppenvergleichs sind in Anhang 2 zusammengestellt.

Der statistische Vergleich der Anwendungshäufigkeiten der einzelnen Signale zwischen Alters/Geschlechtsklassen wurde ebenfalls mit Kruskal-Wallis Tests und Dunn post hoc Tests geführt. Die Resultate dazu finden sich im Anhang 3. Die grössten Unterschiede zeigten sich zwischen Infans und Adulten, wobei fast ausschliesslich Infans die Signale häufiger anwandten.

3.2 Variabilität des Signalrepertoires

Das kommunikative Repertoire der beobachteten Schopfgibbons umfasste alle intentionalen Signale, die von den beobachteten Tieren verwendet wurden.

Vergleich des Repertoires

Um die Variabilität des Signalrepertoires zu vergleichen, wurden nur Signale berücksichtigt, bei denen das Fokustier zugleich Sender war.

Kein Individuum und auch keine Gruppe machte vom gesamten Signalrepertoire Gebrauch. Tabelle 3.1 zeigt die maximale Anzahl an verwendeten Signalen für Gruppen, Altersklassen und Geschlechter. Anhang 4 gibt eine Übersicht, über die verwendeten Signale.

Tabelle 3.1. Die Gesamtzahl der verwendeten Signale. (Datenquelle für alle Signale: Fokustier = Sender).

Signalkategorie	Gesamtes Signalrepertoire	Gruppe							Altersklasse				Geschlecht	
		Besançon	Doué-la-Fontaine	Duisburg	Mulhouse1	Mulhouse2	Mulhouse3	Osnabrück	infant	juvenil	subadult	adult	Männchen	Weibchen
Gestik taktil	12	7	9	10	10	9	9	11	10	8	10	10	12	10
Gestik visuell	6	4	4	3	2	3	4	3	4	3	2	2	5	3
Mimik	5	0	3	5	4	4	2	3	4	3	2	5	5	4
Akustik	5	5	4	4	3	2	2	3	2	1	2	4	4	4
Handlungen	6	4	6	4	5	3	5	4	5	5	3	5	5	6
Summe	34	20	26	26	24	21	22	24	25	20	19	26	31	27

Abhängigkeit von der Gruppe

Keine der Gruppen wandte die gesamte Palette der 34 in dieser Studie unterschiedenen Signale an. Die grössten Signal-Repertoires zeigten die Gruppen von Doué-la-Fontaine und Duisburg mit 26 Signalen, das kleinste Signal-Repertoire, der Gruppe von Besançon, umfasste 20 Signale. Elf Signale waren in allen Gruppen vertreten: "Anstupsen", "Festhalten", "Gegenstand wegnehmen", "Schlagen", "Wegstossen", "Körperteil zur Fellpflege anbieten", "Turnen vor Empfänger", "Schimpfen", "Balgen", "Beissen" und "Jagen". Die zehn Signale "Gegenstand rütteln", "Schütteln eines Körperteils", "Arm nach etwas ausstrecken", "Arm zum Schlag ausholen", "aufforderndes Umblicken", "Mund auf und zu", "Mund offen voll", "Futterlaut", "Paarungslaut" und "Jungtier zum Absteigen auffordern" wurden von höchstens drei Gruppen verwendet. Alle anderen Signale fanden bei mindestens vier Gruppen Verwendung. Einziges klar Gruppen-spezifisches Signal war "Paarungslaut" für die Gruppe in Besançon.

Abhängigkeit von der Altersklasse und vom Geschlecht

Alle Adulten zusammen verwendeten 26 Signale, Infans, Juvenile und Subadulte etwas weniger (25, 20, respektive 19 Signale, siehe Tabelle 3.1). Die vorangehenden Werte umschreiben das gesamte, kumulative Signalrepertoire der jeweiligen Altersklasse. Man beachte, dass ein hoher Wert nicht notwendigerweise auf ein hohes Repertoire der Einzeltiere dieser Altersklasse hinweist, sondern auch zustande kommen kann, wenn die Einzeltiere zwar kleine, aber nicht-überlappende Signalrepertoires haben.

Betrachtet man dagegen die Durchschnittswerte der Repertoiregrößen für jede Altersklasse (berechnet aus der Summe der Individualrepertoiregrößen geteilt durch die Individuenzahl), zeigt sich eine kontinuierliche Abnahme der Repertoiregröße von Infans über Juvenile, Subadulte zu Adulten.

Ein Vergleich der individuellen Repertoiregrößen mit dem Kruskal-Wallis-Test belegt einen statistisch signifikanten Unterschied zwischen Alters/Geschlechtsklassen ($p = 0.0055$), der auf einem signifikanten Unterschied zwischen Infans und Adulten beruht (Dunn post hoc Test, $p < 0.01$). Der Vergleich bleibt auch signifikant, wenn man adulte Tiere weiter in Männchen und Weibchen aufteilt (Kruskal-Wallis-Test, $p < 0.0133$, Dunn post hoc Tests, Infans vs. Männchen und Infans vs. Weibchen je $p < 0.05$).

“Dirigieren”, “Mund auf und zu”, “Futterlaut”, “Paarungslaut” und “Jungtier zum Absteigen auffordern” kamen ausschliesslich bei adulten Tieren vor. Spezifisch für Subadulte war “Gegenstand rütteln”, das Signal wurde aber sehr selten verwendet. Kein Signal wurde ausschliesslich von Juvenilen verwendet. “Schütteln eines Körperteiles”, “Arm nach etwas ausstrecken” und “Hungerlaut” waren spezifisch für Infans.

Vierundzwanzig Signale wurden von beiden Geschlechtern verwendet. Das kumulative Gesamtrepertoire aller Männchen war etwas grösser als das aller Weibchen (31 Signale gegenüber 27 Signalen). Der statistische Vergleich der individuellen Repertoiregrößen von Männchen und Weibchen zeigte weder beim Vergleich aller Tiere (Mann-Whitney-U-Test, $p > 0.05$) noch beim Vergleich der adulten Paare (Wilcoxon Test für gepaarte Stichproben, $p > 0.05$) signifikante Unterschiede.

Drei Signale wurden ausschliesslich von Weibchen angewandt: “Körper ruckartig hochziehen”, “Paarungslaut” und “Jungtier zum Absteigen auffordern”, wobei “Paarungslaute” nur bei der Gruppe in Besançon gehört wurden. Männchen-spezifische Signale waren “Gegenstand rütteln”, “Schütteln eines Körperteiles”, “Arm nach etwas ausstrecken”, “Arm zum Schlag ausholen”, “Turnen vor Empfänger”, “Spielgesicht” und “Hungerlaut”. Es schien also etwas mehr männchen- als weibchen-spezifische Signale zu geben, aber es gab auch wesentlich mehr Männchen als Weibchen in den untersuchten Gibbongruppen (19 gegen 9). Wobei berücksichtigt werden muss, dass die Geschlechtsbestimmung bei Jungtieren sehr unsicher ist.

3.3 Individuelle Unterschiede im Gebrauch von Signalen

Nachfolgend wird der Gebrauch von Signalen, aufgetrennt nach Signalkategorien, für alle Individuen aufgezeigt. Für jede Signalkategorie werden die Häufigkeiten in je einem Balkendiagramm für Jungtiere (Infans, Juvenile, Subadulte) und Adulte dargestellt (Abbildungen 3.2 - 3.11). Die Jungtiere sind jeweils nach aufsteigendem Alter, die Adulten getrennt nach Geschlecht und nach aufsteigendem Alter aufgelistet. Die Daten basieren auf den Zahlen, bei denen das Fokustier zugleich Sender war. Aus Gründen der Übersicht sind immer nur die sechs häufigsten Signale dargestellt, nicht das gesamte Signalspektrum. In der Kategorie Mimik gibt es nur 5 Signale. Die Legenden rechts der Diagramme listen die Signale, von oben nach unten in abnehmender Häufigkeit, auf.

Taktile Gesten

Das häufigste Signal der insgesamt 12 beobachteten taktilen Signale stellte “Festhalten” dar, gefolgt von “Schlagen”. In der Anwendung von acht der taktilen Gesten unterschieden sich Jungtiere und Adulte statistisch signifikant (Mann-Whitney-*U*-Test: “Festhalten” $p < 0.0001$, “Schlagen” $p < 0.0001$, “Anstupsen” $p = 0.007$, “Ziehen” $p = 0.001$, “Gegenstand wegnehmen” $p = 0.005$, “Dirigieren” $p = 0.002$, “Sanfte Berührung” $p = 0.008$, “Hand ablösen” $p = 0.040$). Alle taktilen Gesten mit Ausnahme von “Gegenstand rütteln” waren bei Jungtieren häufiger als bei Adulten.

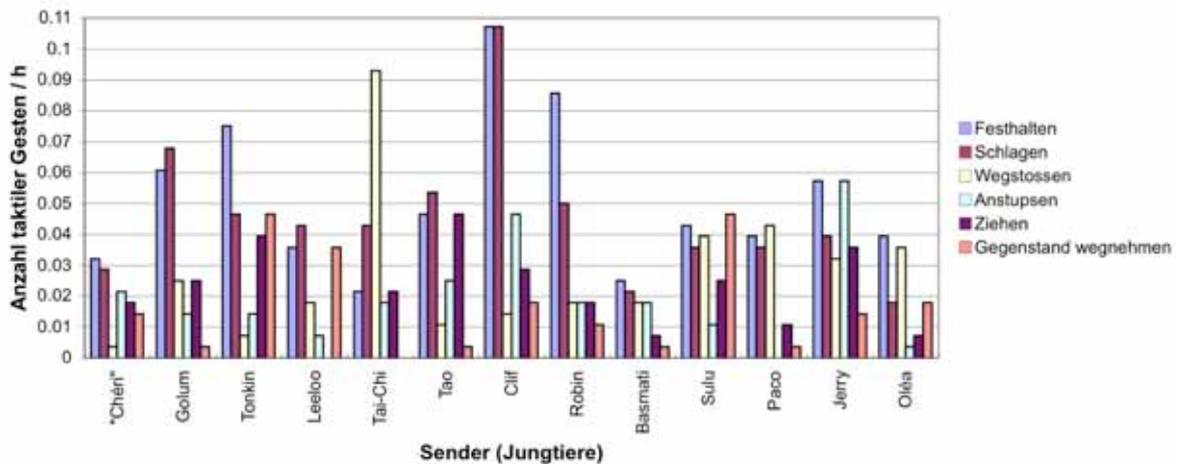


Abb. 3.2. Häufigkeiten aller vom Fokustier verwendeten taktilen Gesten pro Stunde, dargestellt für Infans, Juvenile und Subadulte, in dieser Reihenfolge. (Datenquelle: alle taktilen Gesten, wenn Fokustier = Sender, N = 697).

Bei adulten Tieren wies einzig die Verhaltensvariable “Anstupsen” einen statistisch signifikanten Geschlechts-Unterschied auf. Männchen zeigten dieses Verhalten öfter als Weibchen (Mann-Whitney-*U*-Test, $p = 0.032$).

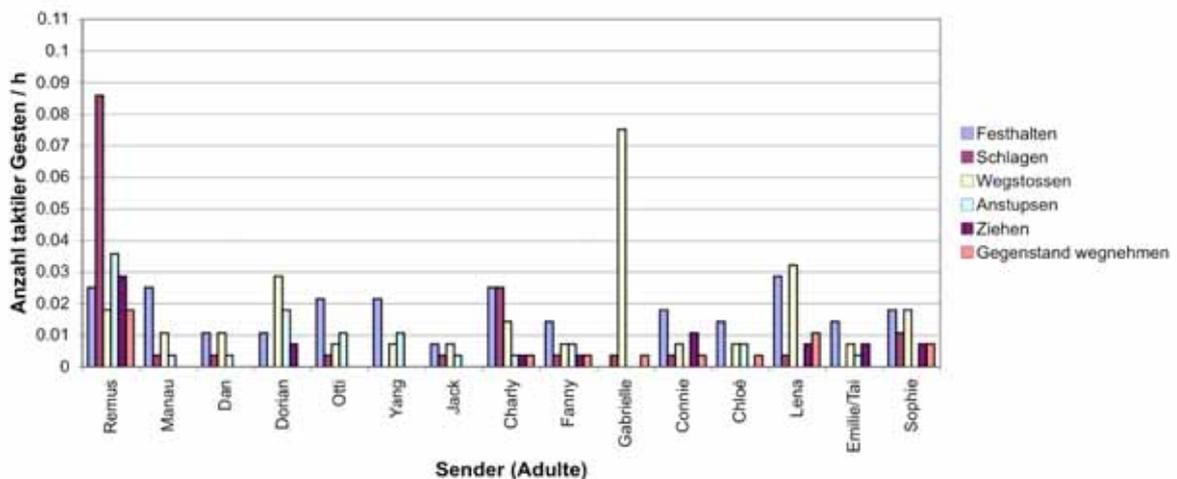


Abb. 3.3. Häufigkeiten aller vom Fokustier gesendeten taktilen Gesten pro Stunde, dargestellt für adulte Männchen und Weibchen, in dieser Reihenfolge. (Datenquelle: alle taktilen Gesten, wenn Fokustier = Sender, N = 276 Signale).

Visuelle Gesten (Abbildungen 3.4 und 3.5)

Die Signale “Turnen vor Empfänger” und “Aufforderndes Umblicken” traten statistisch signifikant häufiger bei Jungtieren auf als bei Adulten (Mann-Whitney-*U*-Tests: $p = 0.001$, respektive $p = 0.023$). Umgekehrt trat “Körper zur Fellpflege anbieten” bei Adulten häufiger auf ($p = 0.046$).

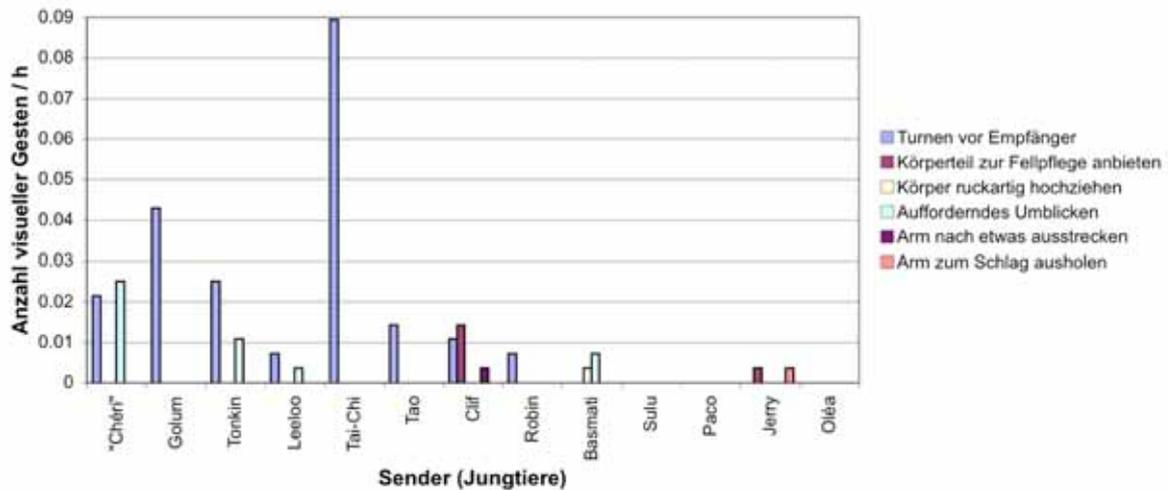


Abb. 3.4. Häufigkeiten aller vom Fokustier gesendeten visuellen Gesten pro Stunde, dargestellt für Infans, Juvenile und Subadulte, in dieser Reihenfolge. (Datenquelle: alle visuellen Gesten, wenn Fokustier = Sender, N = 82 Signale).

Als einziger signifikanter Unterschied zwischen den Geschlechtern trat “Körper ruckartig hochziehen” signifikant häufiger bei Weibchen auf als bei Männchen (Mann-Whitney-*U*-Test: $p = 0.047$).

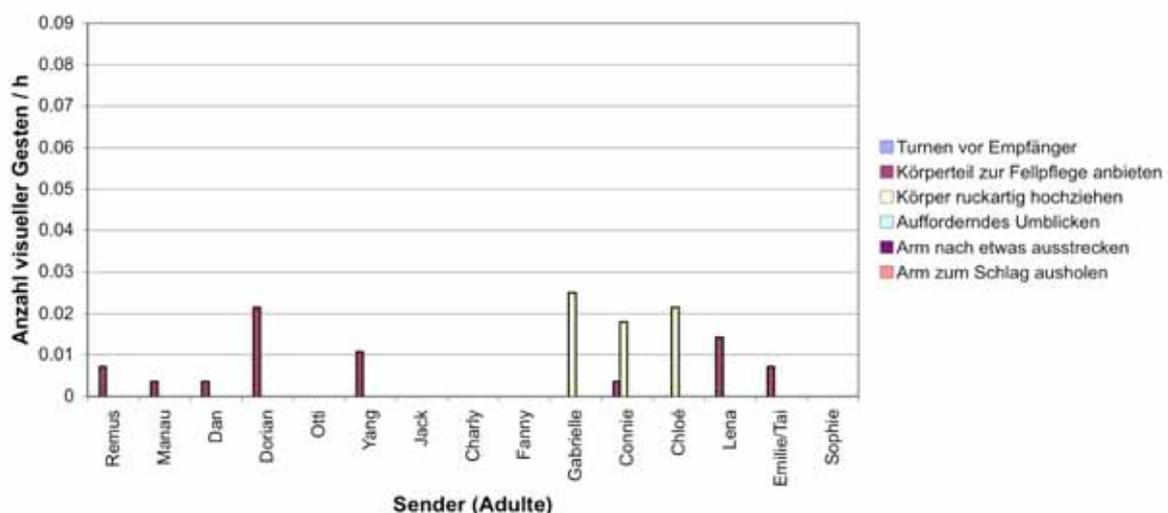


Abb. 3.5. Häufigkeiten aller vom Fokustier gesendeten visuellen Gesten pro Stunde bei adulten Männchen und Weibchen, in dieser Reihenfolge. (Datenquelle: alle visuellen Gesten, wenn Fokustier = Sender, N = 38 Signale).

Mimik (Abbildungen 3.6 und 3.7)

“Drohgesicht” und “Mund offen halb“ konnten als einzige mimische Signale bei allen Altersklassen beobachtet werden. Ein statistisch signifikanter Unterschied zwischen Jungtieren und Adulten zeigte sich nur in einem Signal: “Spielgesicht” kam häufiger bei Jungtieren vor (Mann-Whitney-U-Test: $p = 0.034$) und wurde am meisten von Tai-Chi angewendet.

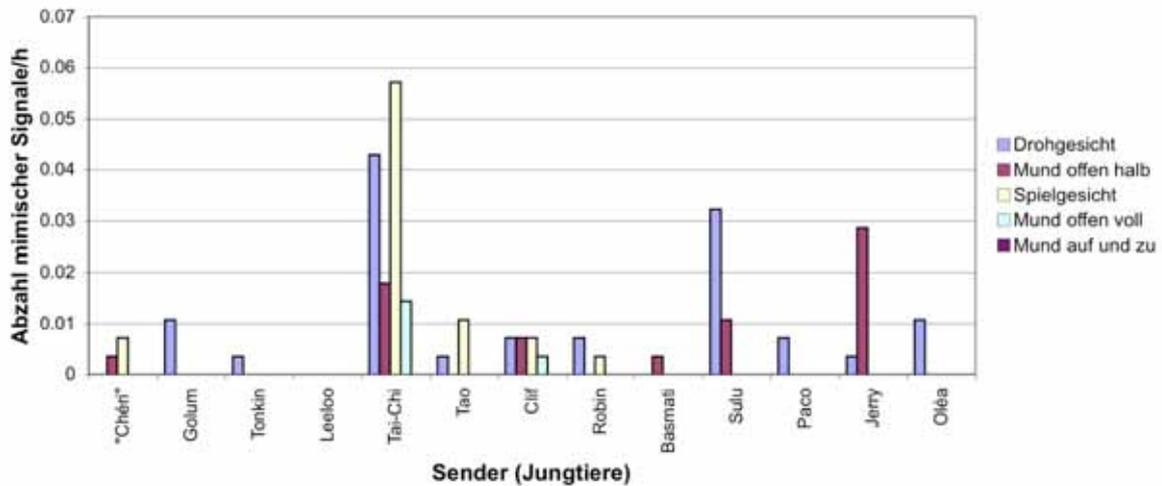


Abb. 3.6. Häufigkeiten aller vom Fokustier gesendeten mimischen Signale pro Stunde, dargestellt für Infans, Juvenile und Subadulte, in dieser Reihenfolge. (Datenquelle: alle mimischen Signale, wenn Fokustier = Sender, N = 85 Signale).

Keines der mimischen Signale wies einen statistisch signifikanten Häufigkeits-Unterschied zwischen den Geschlechtern auf (Mann-Whitney-U-Tests: $p > 0.05$). Das häufigste Signal bei adulten Schopfgibbons war “Drohgesicht”.

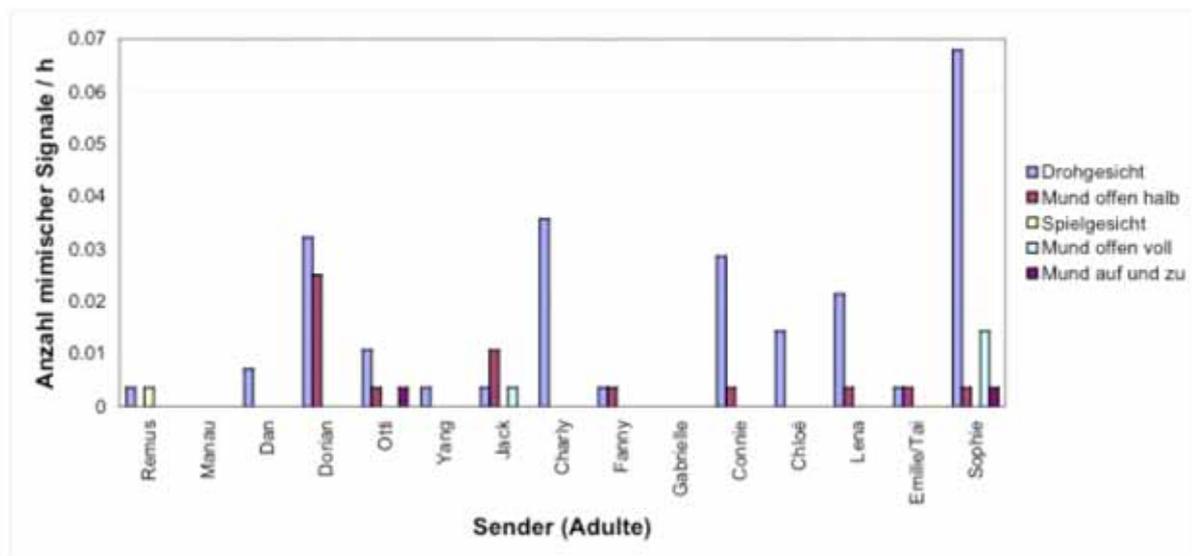


Abb. 3.7. Häufigkeiten aller vom Fokustier gesendeten mimischen Signale pro Stunde, dargestellt für adulte Männchen und Weibchen, in dieser Reihenfolge. (Datenquelle: alle mimischen Signale, wenn Fokustier = Sender, N = 90 Signale).

Akustik (Abbildungen 3.8 und 3.9)

Mehrere akustische Signale wiesen statistisch signifikante Häufigkeitsunterschiede zwischen Jungtieren und Adulten auf. Typisch für Jungtiere waren “Hungerlaut” und “Hohe Töne” (Mann-Whitney-*U*-Tests: $p = 0.004$, respektive $p = 0.035$). Adulte Schopfgibbons verwendeten dagegen die Signale “Schimpfen” und “Futterlaute” häufiger ($p < 0.001$, respektive $p = 0.049$).

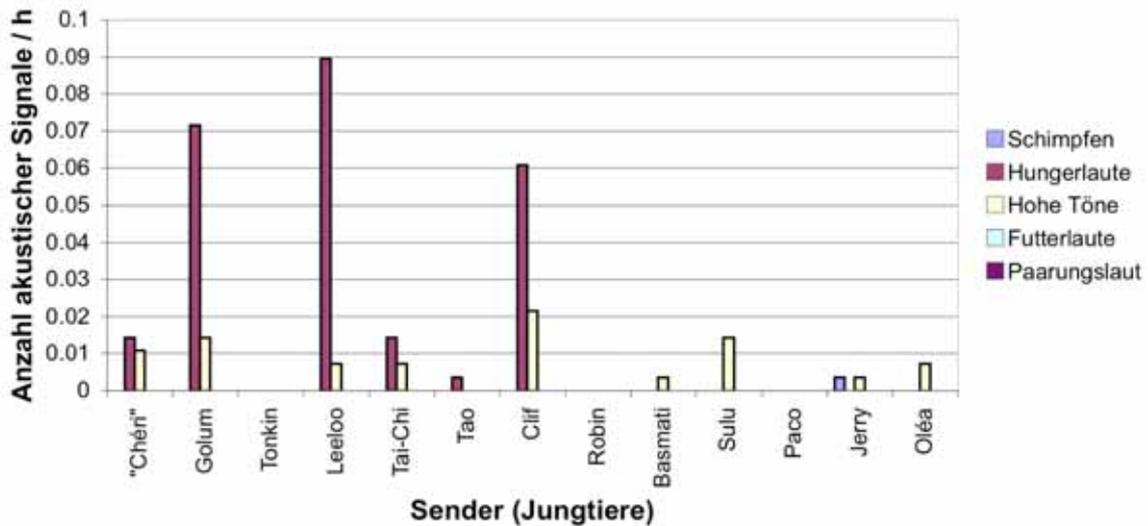


Abb. 3.8. Häufigkeiten aller vom Fokustier gesendeten akustischen Signale pro Stunde, dargestellt für Infans, Juvenile und Subadulte, in dieser Reihenfolge. (Datenquelle: alle akustischen Signale, wenn Fokustier = Sender, N = 97 Signale).

Adulte Männchen wandten signifikant öfter “Hohe Töne” an als adulte Weibchen (Mann-Whitney-*U*-Test, $p = 0.037$). Alle anderen akustischen Signale unterschieden sich nicht signifikant zwischen den Geschlechtern.

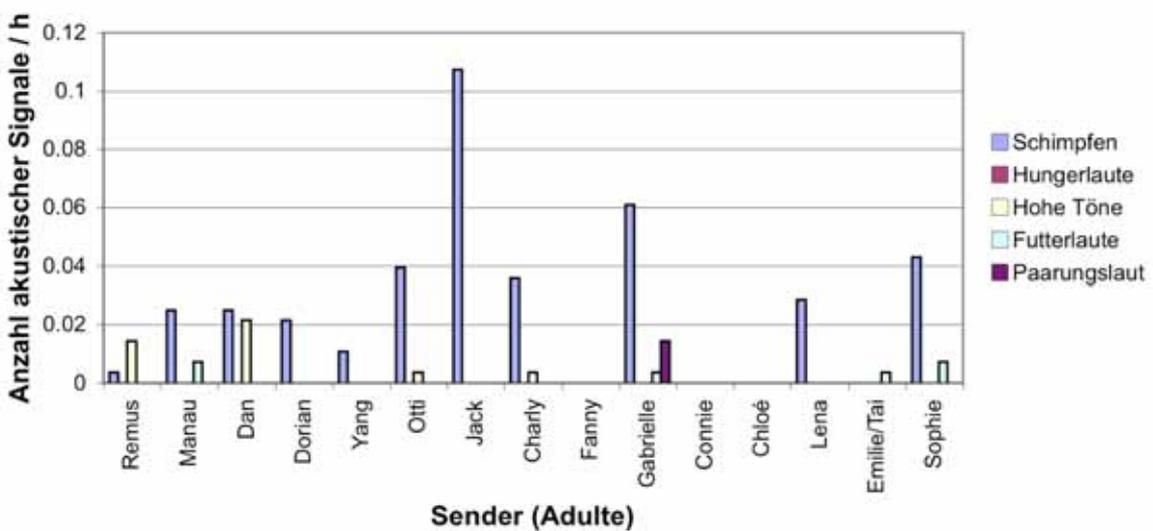


Abb. 3.9. Häufigkeiten vom Fokustier gesendeten akustischen Signale pro Stunde, dargestellt für adulte Männchen und Weibchen, in dieser Reihenfolge. (Datenquelle: alle akustischen Signale, wenn Fokustier = Sender, N = 134 Signale).

Handlungen (Abbildungen 3.10 und 3.11)

“Beissen”, “Jagen” und “Balgen” machten den grössten Anteil an den Handlungen aus. “Balgen”, “Jagen” und “Anspringen” wurden bei Jungtieren statistisch signifikant häufiger angewandt als bei Adulten (Mann-Whitney-*U*-Tests, $p < 0.001$, $p < 0.001$, und $p = 0.010$). Ganz allgemein schienen Jungtiere öfter von Handlungen Gebrauch zu machen als Adulte.

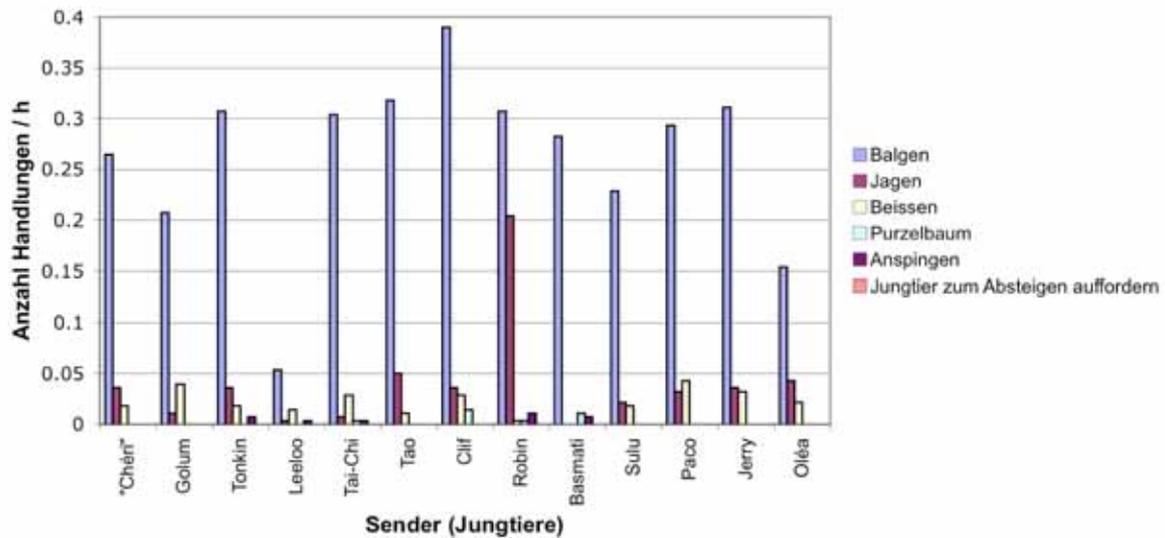


Abb. 3.10. Häufigkeiten aller vom Fokustier ausgeführten Handlungen pro Stunde, dargestellt für Infans, Juvenile und Subadulte, in dieser Reihenfolge. (Datenquelle: alle Handlungen, wenn Fokustier = Sender, N = 1196 Signale).

In der Häufigkeit von Handlungen zeigten sich keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen den Geschlechtern (Mann-Whitney-*U*-Tests, $p > 0.05$).

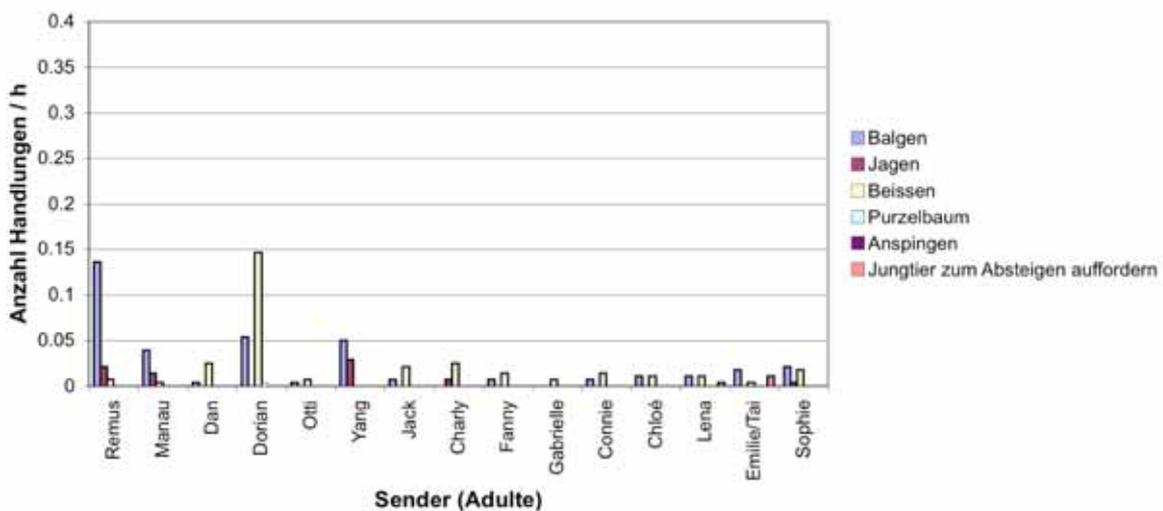


Abb. 3.11. Häufigkeiten aller vom Fokustier ausgeführten Handlungen pro Stunde, dargestellt für adulte Männchen und Weibchen, in dieser Reihenfolge. (Datenquelle: alle Handlungen, wenn Fokustier = Sender, N = 217 Signale).

3.4 Ausführung taktiler Gesten

Abbildung 3.12 zeigt alle ausführenden Körperteile bei der Anwendung taktiler Gesten. Unter die Kategorie "Allgemein" fielen die Signale, bei denen kein Körperteil als eindeutig ausführend erkannt werden konnte. Bei der Anwendung von taktilen Gesten fanden am häufigsten die Hände Verwendung.

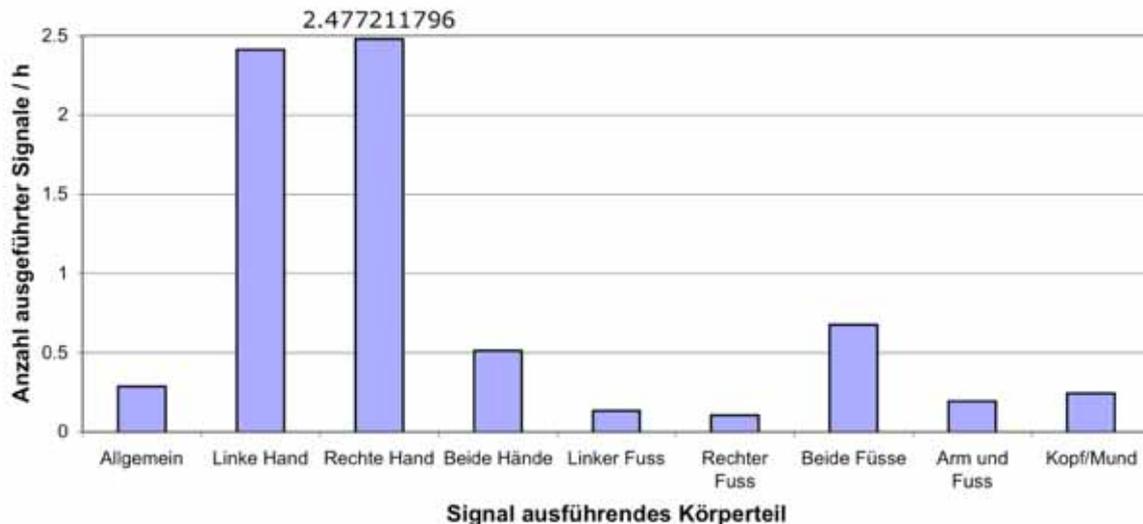


Abb. 3.12. Anwendungshäufigkeit, der zur Ausführung taktiler Gesten verwendeten Körperteile. (Datenquelle: alle taktilen Gesten, N = 1967 Signale).

Abbildung 3.13 vergleicht für alle Individuen die Verwendung linker und rechter Hände. Für die Gesamtstichprobe war kein Trend für die Bevorzugung der rechten oder der linken Hand zu erkennen bei der Ausführung taktiler Gesten (Wilcoxon-Test, $p > 0.05$). Bei der individuellen Untersuchung der Händigkeit mit Chi-Quadrat Anpassungstest liess sich nur für Sulu eine statistisch signifikante Rechtshändigkeit bei taktilen Gesten nachweisen (N = 89 Signale, $p > 0.05$), alle anderen Gibbons wiesen keine signifikante Bevorzugung der rechten oder der linken Hand auf. Bei Betrachtung von Abbildung 3.13 würde man zwar erwarten, dass bei Dan (N = 7 Signale) eine deutliche Linkshändigkeit vorliegt, und auch andere Individuen scheinen deutlichere Handpräferenzen aufzuweisen als Sulu (z.B. Fanny, Chéri, Manau, Gabrielle; N = 13, 38, 22, und 7 Signale). Die Graphik zeigt aber nur Prozentwerte, und die genannten Stichproben sind zu klein, um eine Signifikanz zu erreichen.

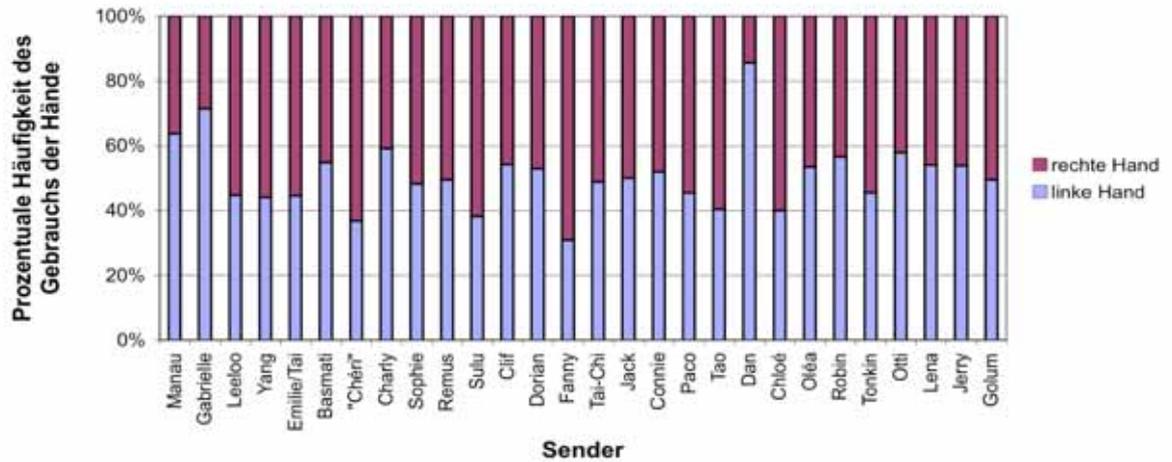


Abb. 3.13. Verwendung der rechten und linken Hand (in Prozent) für die Ausführung taktiler Gesten bei allen Individuen. Die Sender sind nach Gruppenzugehörigkeit geordnet. (Datenquelle: alle mit Händen ausgeführten taktilen Gesten, linke Hand N = 674 Signale, rechte Hand N = 693 Signale).

Abbildung 3.14 vergleicht für alle Individuen die Verwendung linker und rechter Füße. Auch hier war für die Gesamtstichprobe kein Trend für die Bevorzugung des rechten oder des linken Fusses zu erkennen (Wilcoxon-Test, $p > 0.05$). Acht Tiere benutzten die Füße überhaupt nicht, um taktile Gesten auszuführen, und die Gesamtstichprobe umfasste nur total 66 Signale. Sieben Gibbons verwendeten zwar ausschliesslich einen bestimmten Fuss für taktile Gesten, aber wegen der geringen Datenmenge war für die Einzeltiere ein Chi-Quadrat Anpassungstest zur Präferenz des rechten oder linken Fusses nicht durchführbar.

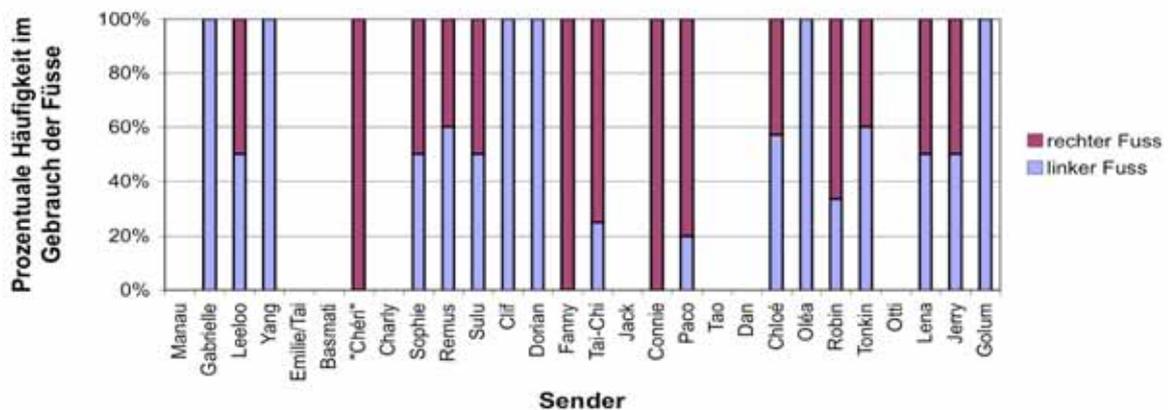


Abb. 3.14. Verwendung des rechten oder linken Fusses (in Prozent) für die Ausführung taktiler Gesten bei allen Individuen. Die Sender sind nach Gruppenzugehörigkeit geordnet. (Datenquelle: alle mit den Füßen ausgeführten taktilen Gesten, linker Fuss N = 37 Signale, rechter Fuss N = 29 Signale).

Individuelle Unterschiede bei der Ausführung taktiler Gesten

Die Signal-ausführenden Körperteile wurden für die vier häufigsten taktilen Gesten “Ziehen”, “Schlagen”, “Wegstossen” und “Festhalten” detaillierter betrachtet. In den Tabellen 3.2 - 3.5 sind die absoluten Häufigkeiten für jedes Individuum dargestellt.

Um einen Sozialpartner zu “Ziehen,” wurden fast ausschliesslich die Hände verwendet, selten die Füsse (Tabelle 3.2). Nur drei Individuen (Gabrielle, Yang und Chloé) haben nie von dieser Geste Gebrauch gemacht.

Tabelle 3.2. Verwendete Körperteile bei der Ausführung von “Ziehen” für alle Individuen. (Datenquelle: Alle Signale “Ziehen”, wenn Fokustier = Sender, N = 251 Signale).

Gruppe	Sender	Vom Sender verwandtes Körperteil								
		Allg.	linke Hand	rechte Hand	beide Hände	linker Fuss	rechter Fuss	beide Füsse	Hand und Fuss	Kopf/ Mund
Besançon	Manau			1						
	Gabrielle									
	Leeloo		2	1						
Doué	Yang									
	Emilie/Tai			3						
	Basmati	1	2	1						
	«Chéri»		3	4	1		1			1
Duisburg	Charly		2							
	Sophie		2							
	Remus	2	16	7						
	Sulu	1	8	10		1		1		
	Clif		10	6						
Mulhouse1	Dorian		2	2	1					
	Fanny			1						
	Tai-Chi		13	11	4		2	1		
Mulhouse2	Jack		2							
	Connie		2	3						
	Paco		3	1						
	Tao		6	11	4			1		
Mulhouse3	Dan		1							
	Chloé									
	Oléa		3	3	1					
	Robin		4	8						
	Tonkin		13	9	1					
Osnabrück	Otti			1						
	Lena		2							
	Jerry	1	13	12						
	Golum	3	9	6	1				3	

Bei "Schlagen" wurden die Hände sehr häufig verwendet, sehr oft wurden auch beide Füße gleichzeitig eingesetzt (Tabelle 3.3). Am häufigsten angewandt wurde das Signal von Remus.

Tabelle 3.3. Verwendete Körperteile bei der Ausführung von "Schlagen" für alle Individuen. (Datenquelle: Alle Signale "Schlagen", wenn Fokustier = Sender, N = 455 Signale).

Gruppe	Sender	Vom Sender verwandtes Körperteil								
		Allg.	linke Hand	rechte Hand	beide Hände	linker Fuss	rechter Fuss	beide Füße	Hand und Fuss	Kopf/Mund
Besançon	Manau		4	1				1		
	Gabrielle		1							
	Leeloo	1	2	5	1			11	1	
Doué	Yang									
	Emilie/Tai									
	Basmati «Chéri»		5	5	3			2		
Duisburg	Charly	1	3	3				1	1	
	Sophie		3	6						
	Remus	1	17	21	2	2		15	1	1
	Sulu	2	6	11	3		1	11	1	
	Clif	3	6	13	2			21	2	
Mulhouse1	Dorian		1	2						1
	Fanny			1						
	Tai-Chi	3	8	10		1		7		
Mulhouse2	Jack				1					
	Connie		1	1	1			1		
	Paco		5	9	1	1		8		
	Tao		4	15	2			5		
Mulhouse3	Dan		1					1		
	Chloé			1						
	Oléa		7	2	1					
	Robin		9	6	1		1	10	1	
	Tonkin	1	8	12	4			15		
Osnabrück	Otti		1	2						
	Lena		1	1						
	Jerry	2	2	5	4	1		9		
	Golum		9	11	1			16	3	

Im Vergleich zu “Ziehen” und “Schlagen” wurden für “Wegstossen” mehr unterschiedliche Körperteile eingesetzt (Tabelle 3.4). Neben Händen und Füßen wurde auch der Kopf oft verwendet.

Tabelle 3.4. Verwendete Körperteile bei der Ausführung von “Wegstossen” für alle Individuen. (Datenquelle: Alle Signale “Wegstossen”, wenn Fokustier = Sender, N = 328 Signale).

Gruppe	Sender	Vom Sender verwandtes Körperteil								
		Allg.	linke Hand	rechte Hand	beide Hände	linker Fuss	rechter Fuss	beide Füße	Hand und Fuss	Kopf/ Mund
Besançon	Manau		2	1	1					2
	Gabrielle		1							32
	Leeloo		3	1	1			2	1	
Doué	Yang		1			1				
	Emilie/Tai		1							2
	Basmati «Chéri»	1	6		1			1	1	
		1								
Duisburg	Charly		4	4				1	1	2
	Sophie		3	1	1		1			1
	Remus		3	1			2	2		1
	Sulu	1	8	6				3	2	
	Clif	1	5	4	1					
Mulhouse1	Dorian	1	3	1	1	4		1		1
	Fanny		1	1			1			
	Tai-Chi	5	14	13	5		3	3	2	1
Mulhouse2	Jack		2	2	1			1		
	Connie		5	3	1		2	1		
	Paco	2	8	6	1		4	3		
	Tao		2	1					1	1
Mulhouse3	Dan				2			1		2
	Chloé		2	4		2	2	1		
	Oléa	2	6	5		1		1	1	
	Robin	2	3	2	2	1		1	1	
	Tonkin	2	3	1	1					1
Osnabrück	Otti		3	1	1					
	Lena		6	5		1	1	1		2
	Jerry		4	2			2	1		2
	Golum	2	5	3	1	1			2	

“Festhalten” wurde ähnlich wie “Wegstossen” von unterschiedlichen Körperteilen ausgeführt, dominant war aber die Verwendung der Hände (Tabelle 3.5).

Tabelle 3.5. Verwendete Körperteile bei der Ausführung von “Festhalten” für alle Individuen. (Datenquelle: Alle Signale “Festhalten”, wenn Fokustier = Sender, N = 477 Signale).

Gruppe	Sender	Vom Sender verwandtes Körperteil								
		Allg.	linke Hand	rechte Hand	beide Hände	linker Fuss	rechter Fuss	beide Füße	Hand und Fuss	Kopf/ Mund
Besançon	Manau	1	8	4					1	
	Gabrielle		2							
	Leeloo	1	5	5		1		1		
Doué	Yang		1	9	1					
	Emilie/Tai		2	1				1		
	Basmati	3	3	6	2			2	3	
	«Chéri»		3	3	3					1
Duisburg	Charly		4	4						1
	Sophie		5	1		1				
	Remus		7	6		1				
	Sulu	1	6	11	1					
	Clif	5	18	17	6					1
Mulhouse1	Dorian	1	1	2						
	Fanny		2	4						
	Tai-Chi	2	3	7	1	1	1	1	3	
Mulhouse2	Jack		4	5	2					1
	Connie	1	4	2						
	Paco		7	10	1			1		
	Tao		11	12	2			1	3	
Mulhouse3	Dan		4							
	Chloé		2	2	1					
	Oléa		8	8		1				
	Robin	3	19	11	3		1	1	4	
	Tonkin	2	16	17	11	3	1	3	5	
Osnabrück	Otti		3	4						
	Lena		5	6						
	Jerry	2	10	9	3	1		1		
	Golum	2	15	15	6	1		2	1	

3.5 Ziel taktiler Gesten

In Abbildung 3.15 sind die Zielregionen taktiler Gesten aufgetragen. Am häufigsten berührten die Sender bei taktilen Gesten den Rücken der Empfänger, am seltensten dagegen die Anogenitalregion.

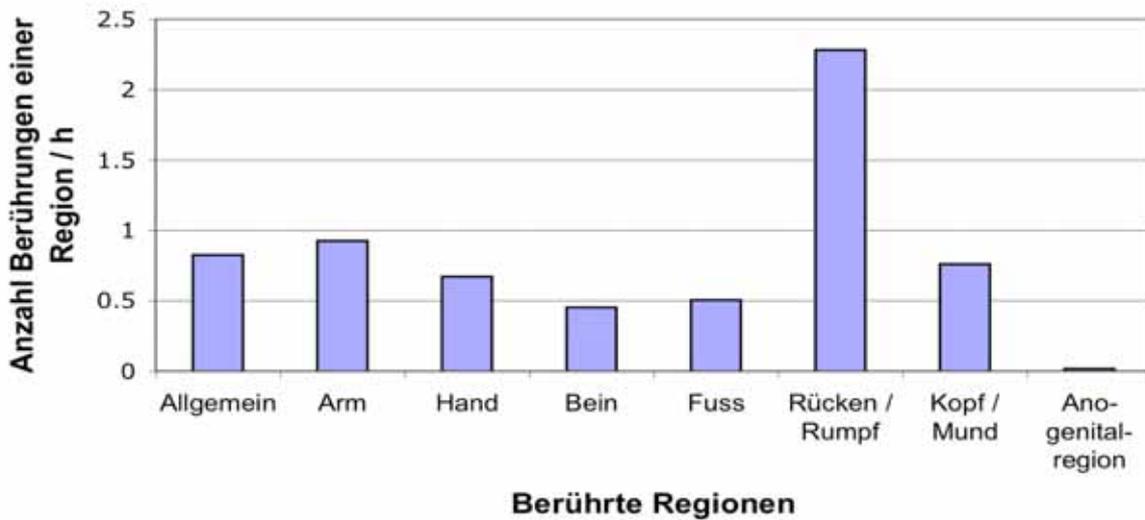


Abb. 3.15 Zielregion taktiler Gesten. (Datenquelle: alle taktilen Gesten, N = 1967 Signale).

Die berührten Regionen bei taktilen Gesten wurden als prozentuale Häufigkeiten für alle Individuen gemeinsam dargestellt (Abbildung 3.16). Ausser bei "Umarmen" war die Zielregion immer variabel. "Ziehen" und "Anstupsen" wurden mit acht Zielregionen am wenigsten selektiv angewendet. "Gegenstand rütteln" und "Gegenstand wegnehmen" sind nicht in der Abbildung aufgetragen, da bei diesen Gesten keine Zielregion ermittelt werden konnte.

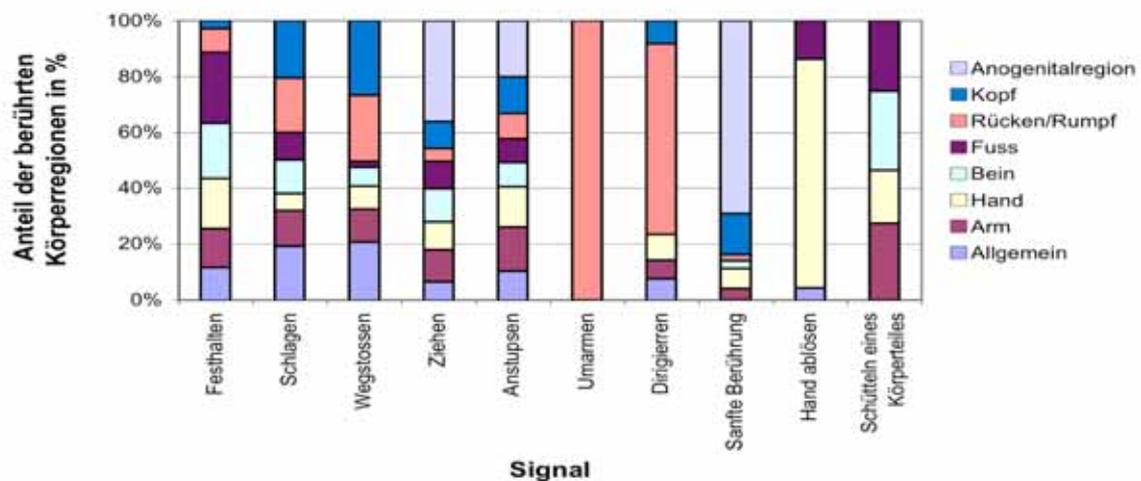


Abb. 3.16. Verwendete Zielregionen taktiler Gesten als prozentuale Anteile. (Datenquelle: alle taktilen Gesten, N = 1967 Signale)

3.6 Häufigkeit der verwendeten Kontexte

Die absoluten Häufigkeiten der verwendeten Kontexte sind für alle Signale in Anhang 5 angegeben. Abbildung 3.17 zeigt, wie oft jeder Kontext durchschnittlich pro Stunde verwendet wurde. Mehr als die Hälfte aller Signale (ca. 58%) standen im Kontext "Spiel". Besonders seltene Kontexte waren "Gesang" (ca. 0.1%), "Sozialkontakt" (ca. 4%) und "Angst" (ca. 0.5%).

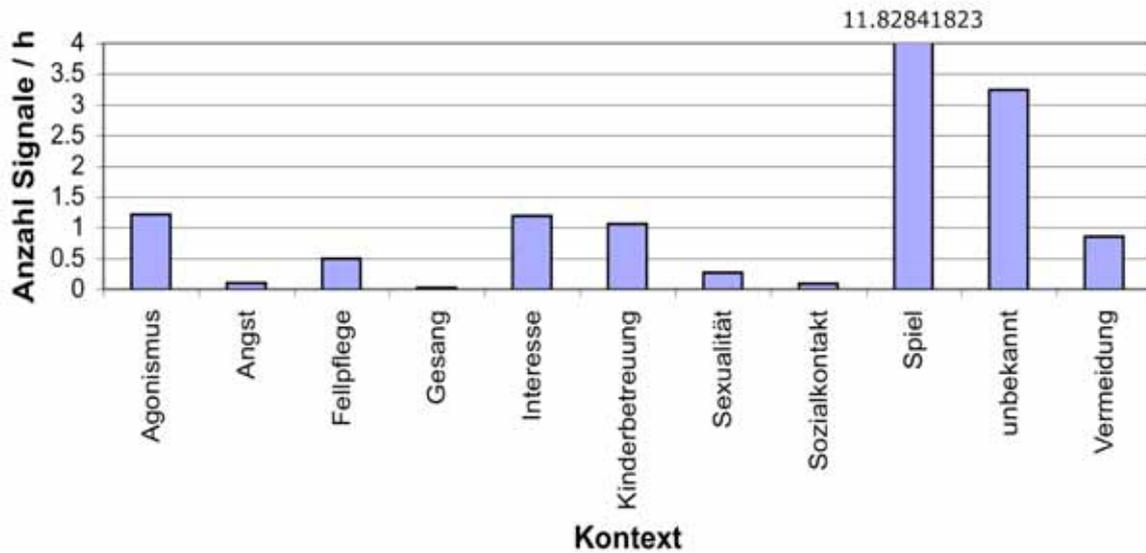


Abb. 3.17. Häufigkeiten von Signalkontexten pro Stunde. (Datenquelle: alle Signale, N = 5705 Signale).

3.7 Variabilität in der Verwendung von Kontexten

Nachfolgend wird untersucht, ob die Verwendung des Kontextes abhängig ist von der Gruppenzugehörigkeit, der Altersklasse oder vom Geschlecht des Senders.

Abhängigkeit von der Gruppe (Abbildung 3.18)

Bei allen Gibbongruppen traten die Signale in mindestens neun Kontexten auf. Bei allen Gruppen wies der Kontext “Spiel” den grössten Anteil auf, nur in Besançon hatte der Kontext “Kinderbetreuung” einen ähnlich hohen Stellenwert. Neben “Spiel” und “Unbekannter Kontext” machten die neun weiteren Kontexte einen verhältnismässig kleinen Anteil aus. In Duisburg war der Anteil an “Agonismus” am grössten. Es wurden keine statistisch signifikanten Unterschiede der verwendeten Kontexte zwischen den Gruppen gefunden (Kruskal-Wallis-Tests, $p > 0.05$). Die einzelnen statistischen Resultate dazu sind in Anhang 6 gelistet.

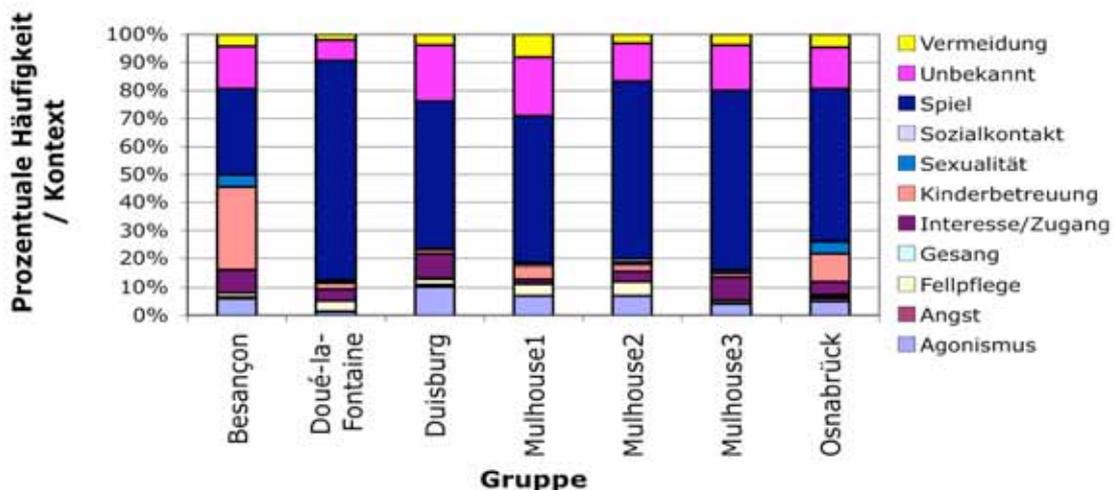


Abb. 3.18. Prozentuale Anteile von Signalkontexten bei den untersuchten Gibbongruppen. (Datenquelle: alle Signale mit dazugehörigem Kontext, N = 5705 Signale).

Abhängigkeit von der Altersklasse (Abbildung 3.19)

Klare Unterschiede zeigten sich zwischen Adulten und Jungtieren aller Klassen in der Bevorzugung von Signalkontexten. Die Anzahl der verwendeten Kontexte unterschied sich am stärksten zwischen juvenilen und adulten Schopfgibbons: Juvenile verwendeten acht Kontexte (nicht vorkommend: "Angst", "Gesang", "Sexualität"), Adulte 10 (nicht vorkommend: "Gesang"), Infans und Subadulte alle 11 unterschiedenen Kontexte. Bei Jungtieren war der Kontext "Spiel" stärker vertreten, fast ausschliesslich bei Adulten kamen "Fellpflege" und "Sexualität" vor. "Agonismus" und "Vermeidung" schienen mit dem Alter zuzunehmen.

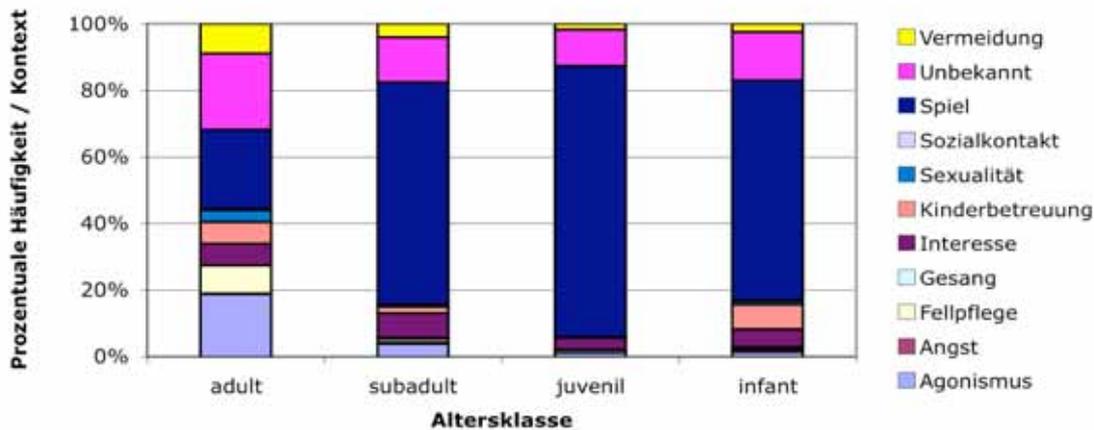


Abb. 3.19. Prozentuale Anteile von Signalkontexten bei verschiedenen Altersklassen. (Datenquelle: alle Signale mit dazugehörigem Kontext, N = 5705 Signale).

Abhängigkeit vom Geschlecht (Abbildung 3.20)

Die Anteile "Spiel" und "Agonismus" waren bei adulten Männchen grösser als bei adulten Weibchen. "Kinderbetreuung" und "Sexualität" waren fast ausschliesslich weibliche Kontexte. Der Signalkontext "Kinderbetreuung" trat typischerweise bei adulten Weibchen auf; der Anteil bei Juvenilen kam daher, dass diese oft Infans bei der Mutter störten.

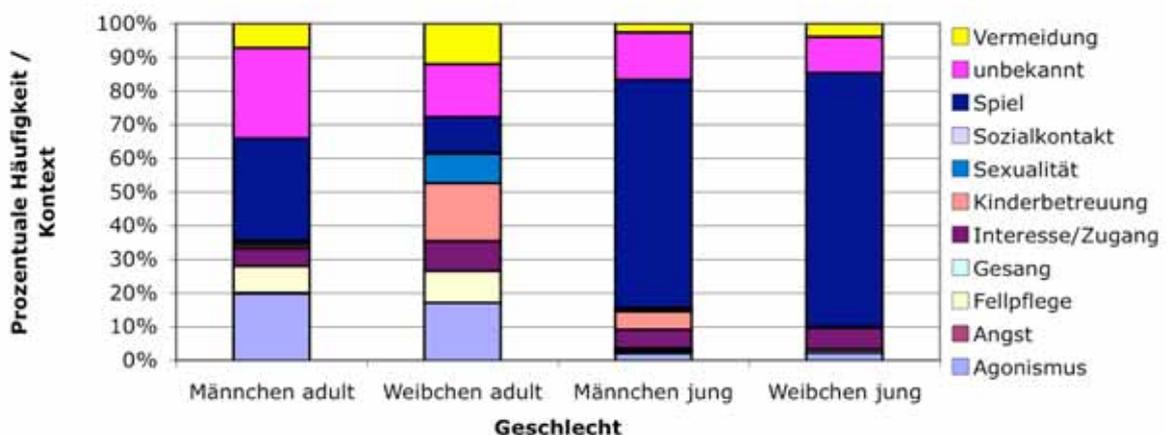


Abb. 3.20. Prozentuale Anteile von Signalkontexten bei Männchen und Weibchen, zusätzlich aufgeteilt in Jungtiere (infant, juvenil, subadult) und Adulte. (Datenquelle: alle Signale mit dazugehörigem Kontext, N = 5705 Signale).

Im Kontext der verwendeten Signale zeigten sich statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Alters/Geschlechtsklassen für die Kontexten "Spiel", "Interesse", "Kinderbetreuung" und "Unbekannt" (Kruskal-Wallis-Tests, $p < 0.05$). In den Dunn post hoc Tests traten die signifikanten Unterschiede entweder zwischen Infans und adulten Weibchen oder zwischen Infans und adulten Männchen auf. Die einzelnen statistischen Resultate dazu sind in Anhang 7 gelistet.

3.8 Flexibilität

Nachfolgend wird untersucht, in wie vielen verschiedenen Kontexten die einzelnen Signale verwendet wurden, das heisst, wie flexibel sie waren.

Taktile Gesten (Abbildungen 3.21 und 3.22)

Die meisten taktilen Gesten wurden in mehreren Kontexten (durchschnittlich 6.25 Kontexte) angewandt und waren also relativ flexibel (Abbildung 3.21). Unter den taktilen Gesten war “Schlagen” das Signal, das am flexibelsten verwendet wurde. Es wurde in zehn verschiedenen Kontexten verwendet und trat einzig im Kontext “Angst” nicht auf. Die Signale “Gegenstand rütteln” (zwei Kontexte) und “Gegenstand wegnehmen” (drei Kontexte) wurden dagegen sehr spezifisch verwendet.

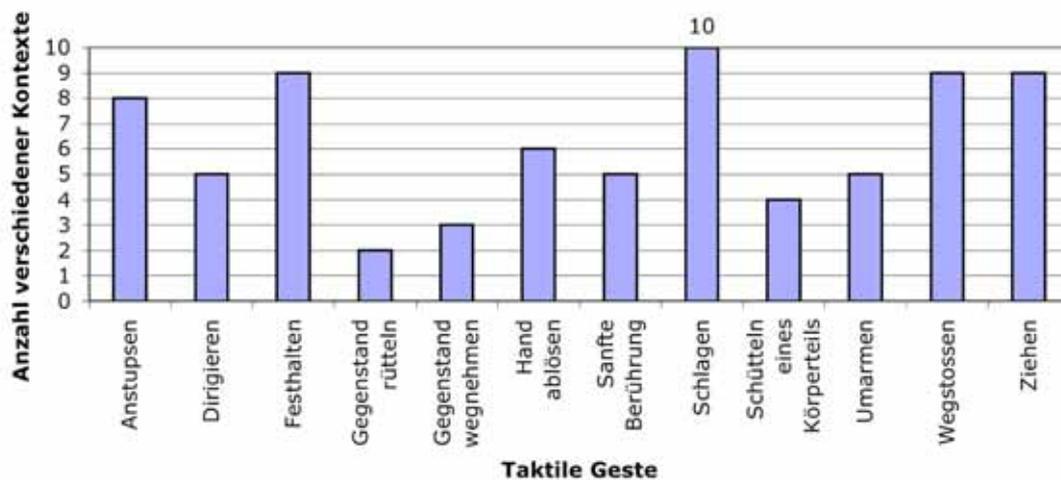


Abb. 3.21. Anzahl der Kontexte, in denen taktilen Gesten auftraten. (Datenquelle: alle taktilen Signale, N = 1967 Signale).

Bei vielen taktilen Gesten war der Kontext “Spiel” stark vertreten (Abbildung 3.22). Bei “Gegenstand wegnehmen” und “Wegstossen” machte der Kontext “Vermeidung” einen besonders grossen Anteil aus.

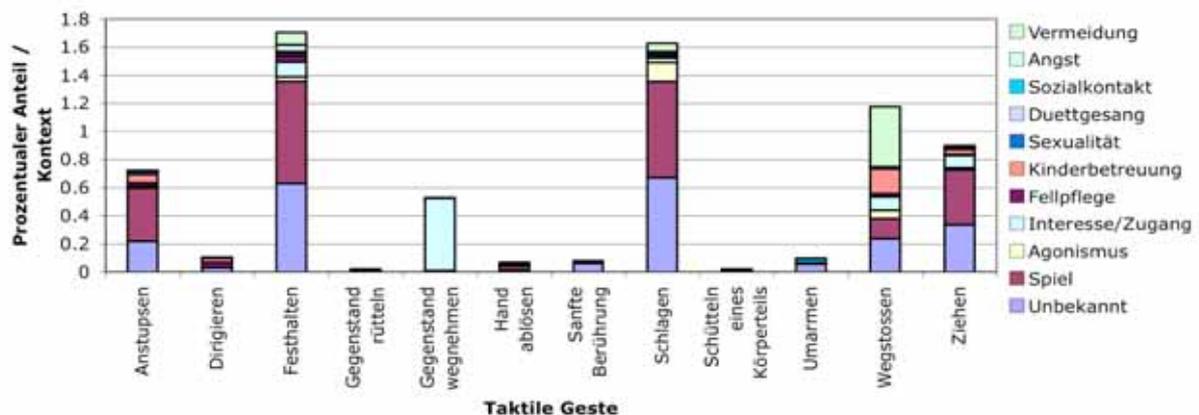


Abb. 3.22. Prozentualer Anteil von Kontexten bei taktilen Gesten. (Datenquelle: alle taktilen Signale, N = 1967 Signale).

Visuelle Gesten

Im Vergleich zu taktilen Gesten waren visuelle Gesten mit einem Durchschnitt von 3.0 Kontexten deutlich weniger flexibel (Abbildung 3.23). Mit fünf verschiedenen Kontexten war “Turnen vor dem Empfänger” das flexibelste Signal, wobei allerdings die Kontexte “Interesse”, “Kinderbetreuung” und “Sozialkontakt” nur je einmal vorkamen. Im Gegensatz dazu waren die Signale “Aufforderndes Umblicken”, “Arm nach etwas ausstrecken” und “Körper ruckartig hochziehen” am wenigsten flexibel und konnten nur je in zwei Kontexten beobachtet werden.

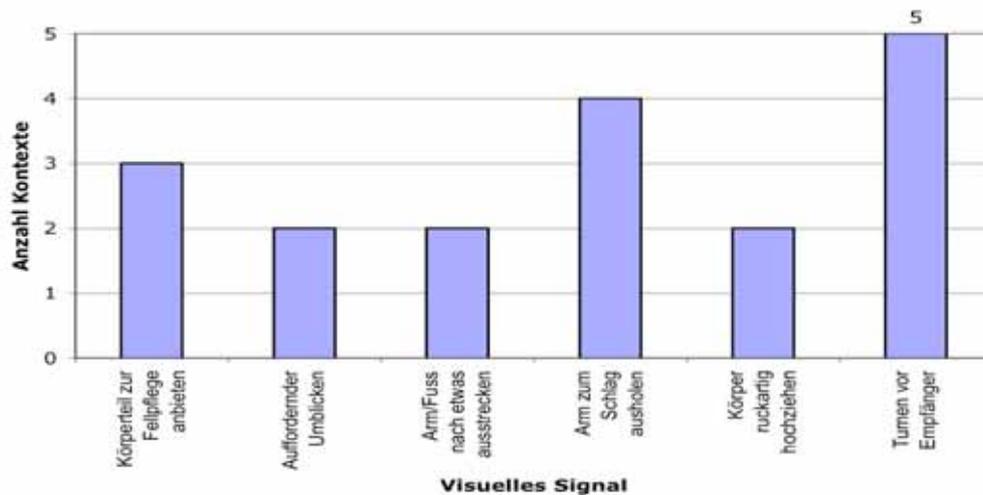


Abb. 3.23. Anzahl Kontexte, in denen visuelle Gesten auftraten. (Datenquelle: alle visuellen Signale, N = 224 Signale).

Die Kombination der verwendeten Kontexte war für jedes Signal relativ spezifisch (Abbildung 3.24). Bei mehreren visuellen Gesten dominierte der Kontext “Spiel”. Das Signal “Körperteil zur Fellpflege anbieten” trat typischerweise im Kontext “Fellpflege” auf, “Körper ruckartig hochziehen” im Kontext “Sexualität”.

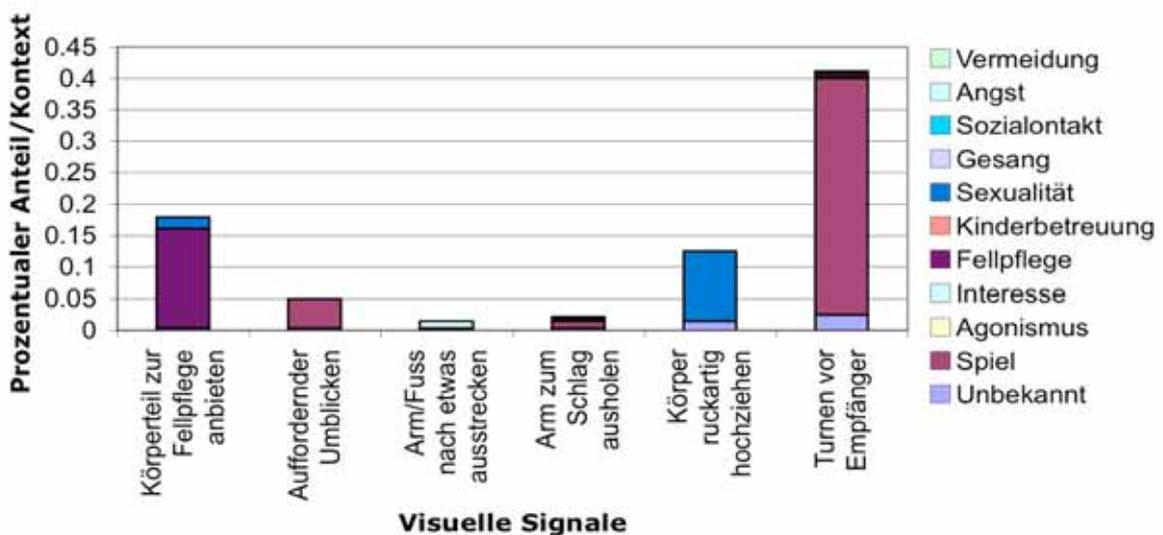


Abb.3.24. Prozentualer Anteil von Kontexten bei visuellen Gesten. (Datenquelle: alle visuellen Signale, N = 224 Signale).

Mimik

Mit durchschnittlich 5.4 Kontexten pro Signal, stand die Mimik bezüglich Flexibilität zwischen den taktilen und den visuellen Gesten (Abbildung 3.25). “Drohgesicht” war mit acht Kontexten das flexibelste, “Spielgesicht” mit zwei Kontexten das am wenigsten flexible mimische Signal. Allen anderen Signalen konnten mindestens vier Kontexte zugeordnet werden.

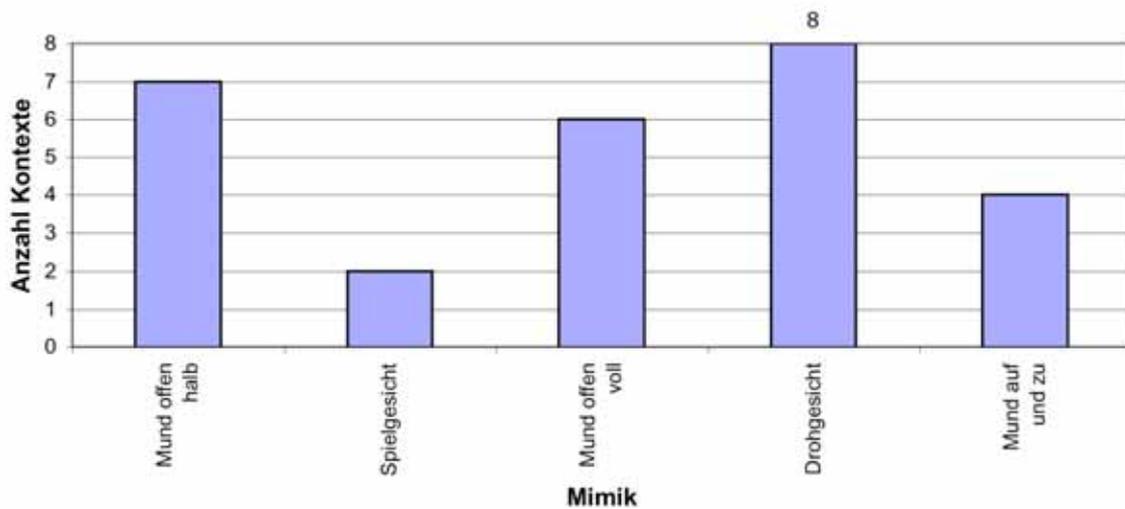


Abb. 3.25. Anzahl Kontexte, in denen mimische Signale auftraten. (Datenquelle: alle mimischen Signale, N = 316 Signale).

“Spielgesicht” wurde neben “Spiel” nur noch im Kontext “Unbekannt” verwendet. Der grösste Anteil der mimischen Signale stand im Kontext “Agonismus”, der zweithäufigste Kontext war “Spiel” (Abbildung 3.26).

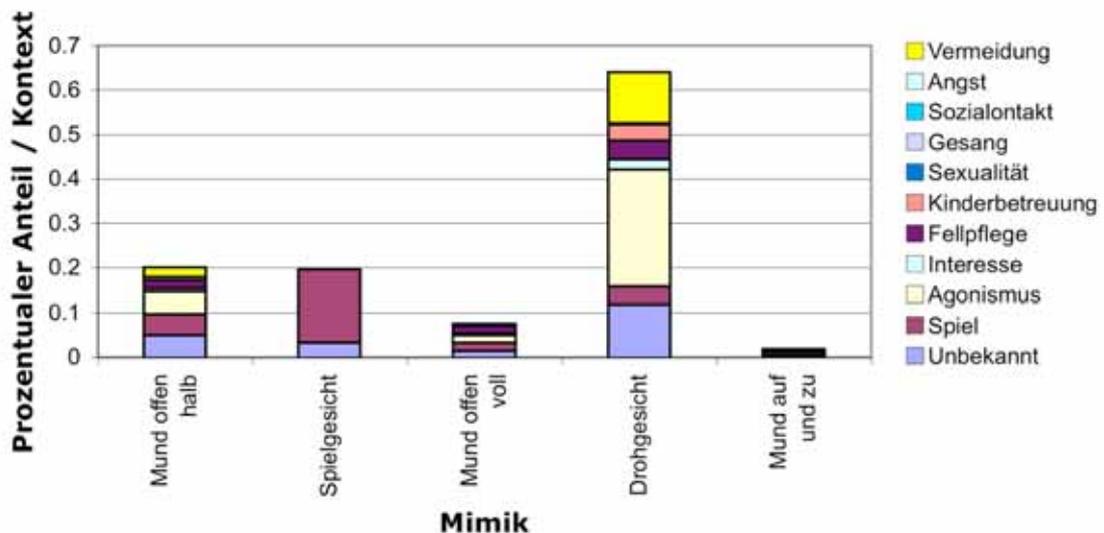


Abb. 3.26. Prozentualer Anteil von Kontexten bei mimischen Signalen. (Datenquelle: alle mimischen Signale, N = 316 Signale).

Akustik

Mit durchschnittlich 3.6 Kontexten waren die akustischen Signale in ihrer Flexibilität etwa mit den visuellen Signalen vergleichbar (Abbildung 3.27). Am flexibelsten wurde das Signal “Hohe Töne” angewandt, nämlich in acht Kontexten (es trat lediglich in den Kontexten “Fellpflege”, “Sozialkontakt” und “Vermeidung” nicht auf). Je vier Kontexte konnten den Signalen “Schimpfen” und “Hungerlaut” zugeordnet werden. Die Signale “Futterlaut” und “Paarungslaut” standen nur in einem Kontext und waren somit am meisten spezifisch.

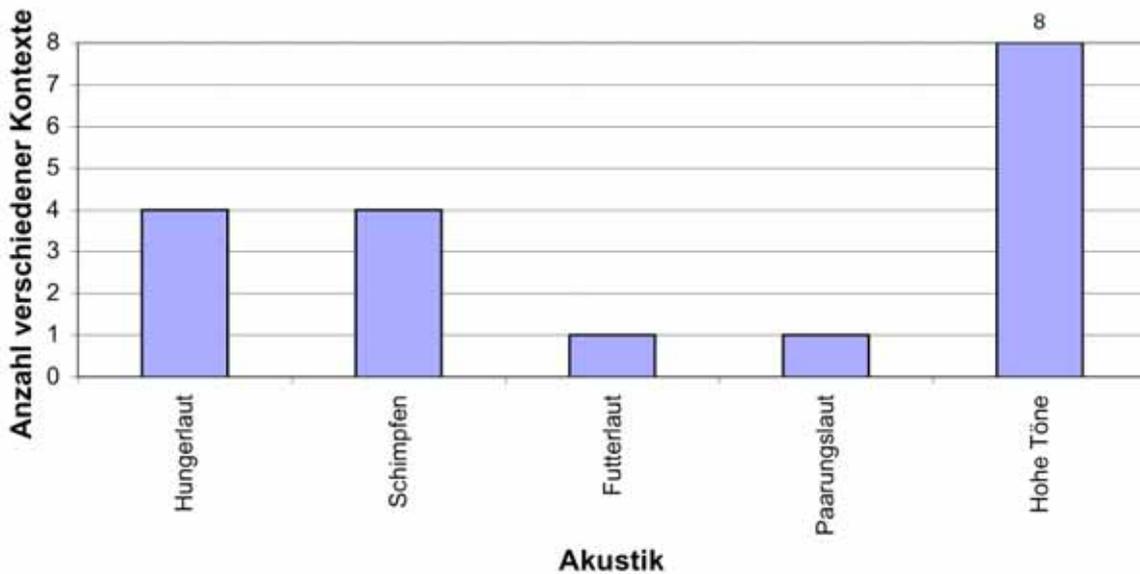


Abb. 3.27. Anzahl Kontexte, in denen akustische Signale vorkamen. (Datenquelle: alle akustischen Signale, N = 370 Signale).

Das Signal “Hungerlaut” trat fast ausschliesslich im Kontext “Kinderbetreuung” auf und “Schimpfen” war typisch für den Kontext “Agonismus” (Abbildung 3.28). “Hohe Töne” zeigten dagegen am wenigsten Kontextpräferenz.

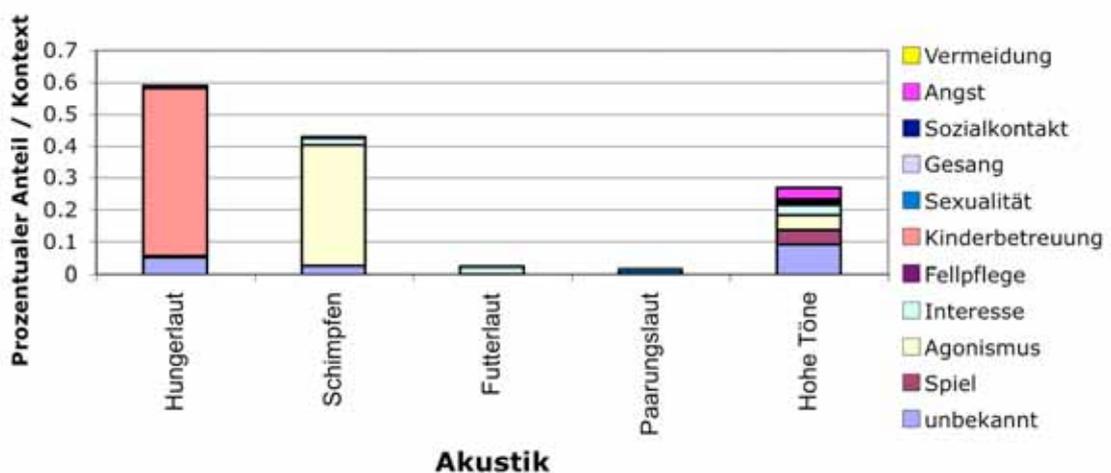


Abb. 3.28. Prozentualer Anteil von Kontexten bei akustischen Signalen. (Datenquelle: alle akustischen Signale, N = 370 Signale).

Handlungen

Handlungen wurden in durchschnittlich 5.3 Kontexten verwendet (Abbildung 3.29). Dieser Wert lag unter dem der taktilen Signale und war fast identisch mit dem der Mimik (siehe oben). “Balgen” wurde mit 10 Kontexten am flexibelsten angewandt (nur im Kontext “Angst” konnte das Signal nicht beobachtet werden). Am wenigsten flexibel erwies sich die Handlung “Jungtier zum Absteigen auffordern”, die nur in einem Kontext beobachtet wurde.

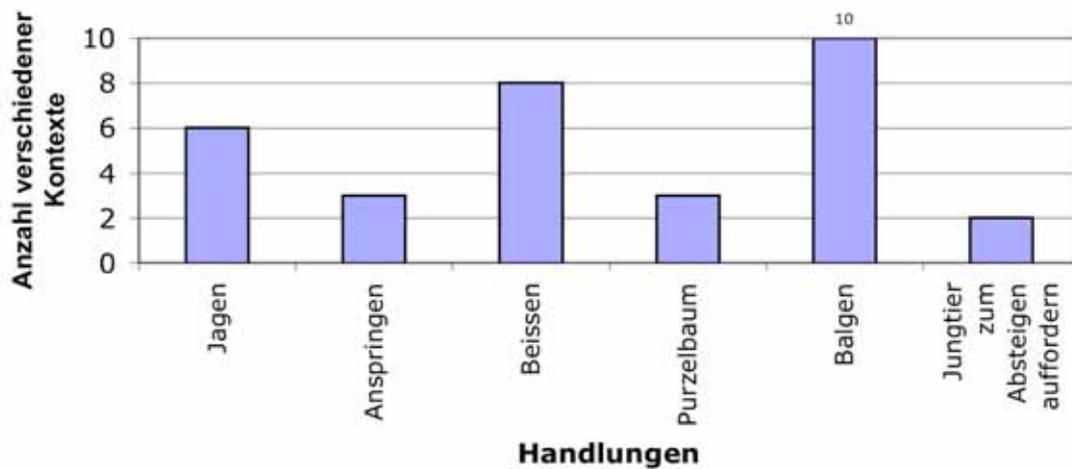


Abb. 3.29. Anzahl der Kontexte beim Handlungen. (Datenquelle: alle Handlungen, N = 2828 Signale).

Bei Handlungen dominierte der Kontext “Spiel” stark (Abbildung 3.30).

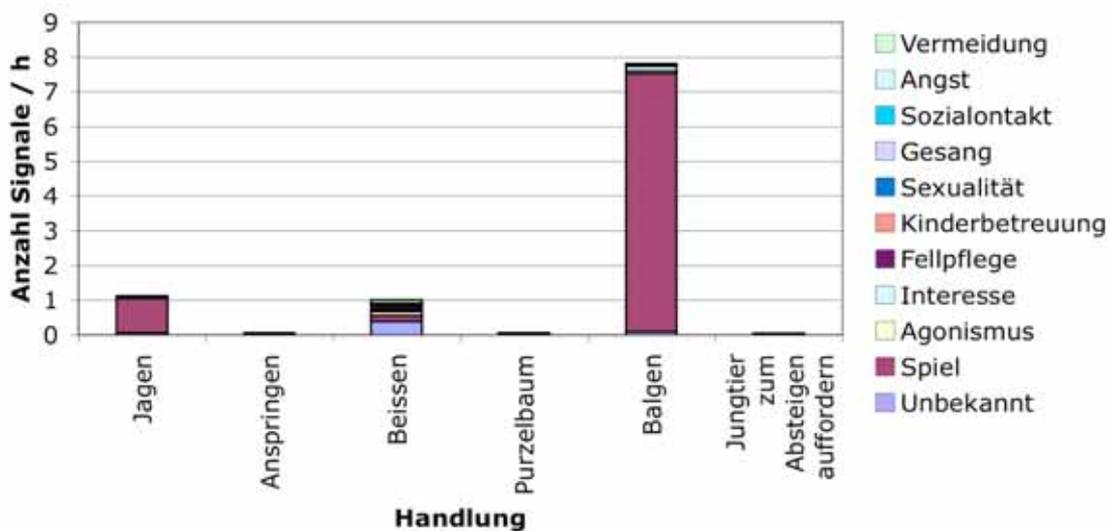


Abb. 3.30. Prozentualer Anteil von Kontexten bei Handlungen. (Datenquelle: alle Handlungen, N = 2828 Signale).

3.9 Betrachtung der Signalkategorie

Abbildung 3.31 vergleicht die Häufigkeiten im Gebrauch der Signalkategorien zwischen Jungtieren, adulten Männchen und adulten Weibchen. Handlungen wurden bei Jungtieren am häufigsten beobachtet, gefolgt von taktilen Gesten. Bei adulten Männchen und Weibchen war es genau umgekehrt: taktile Gesten waren am häufigsten, gefolgt von Handlungen. Die Kategorien visuelle Gestik, Mimik und akustische Signale traten seltener auf, und besonders selten bei Jungtieren. In allen Kategorien ausser der Akustik wichen die adulten Weibchen stärker von den Jungtieren ab als die adulten Männchen.

Für den statistischen Vergleich der Verwendungshäufigkeit von Signalkategorien zwischen Alters/Geschlechtsklassen wurde der Kruskal-Wallis-Test verwendet mit anschließendem Dunn post hoc Test. Die Resultate sind im Anhang 8 zusammengefasst. Der Vergleich zeigte keine signifikanten Unterschiede in der Verwendung der Signalkategorien Mimik und Akustik. In der Verwendung von taktilen Gesten zeigten sich signifikante Unterschiede zwischen Infans und adulten Männchen sowie zwischen Infans und adulten Weibchen. Für visuelle Gesten wurden zwischen Infans und adulten Männchen sowie zwischen Infans und Subadulten signifikante Unterschiede nachgewiesen. Ein etwas anderes Bild zeigte sich in der Verwendung von Handlungen: Hier fanden sich signifikante Unterschiede zwischen Infans und adulten Weibchen und zwischen Subadulten und adulten Weibchen. Betrachtete man alle fünf Signalkategorien gemeinsam durch Aufsummieren der Signalfrequenzen und verglich zwischen den Alters/Geschlechtsklassen, zeigte sich ein signifikanter Unterschied in der Anwendung der Kategorien zwischen Infans und adulten Weibchen sowie zwischen Infans und adulten Männchen.

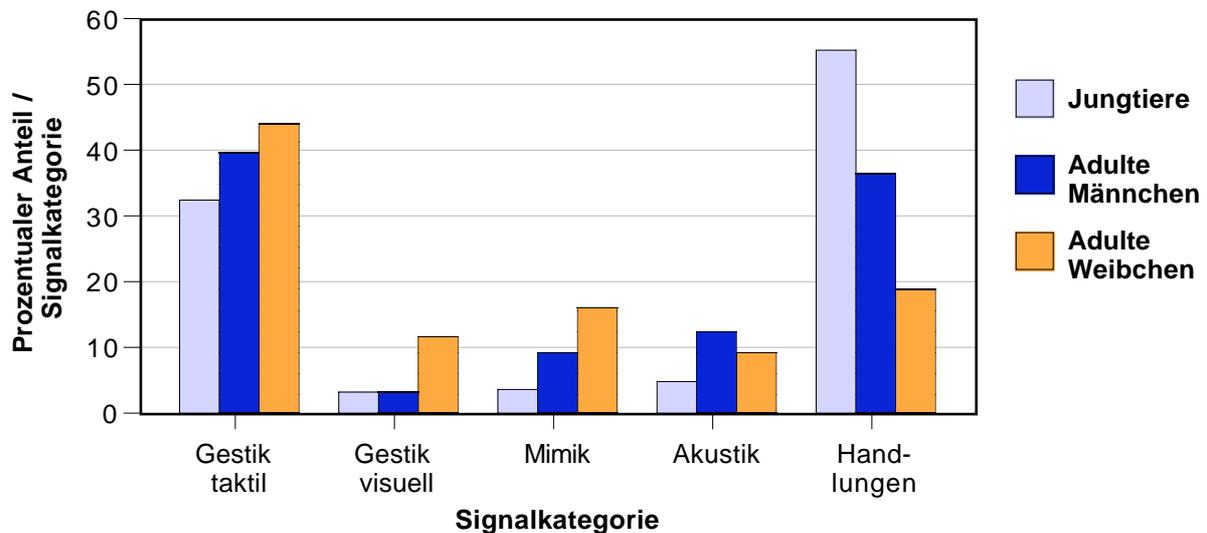


Abb. 3.31. Prozentuale Häufigkeiten der verwendeten Signalkategorien bei Jungtieren, adulten Männchen und adulten Weibchen (Datenquelle: alle Signale, N = 5705 Signale).

Signalkategorien und Kontext

Abbildung 3.32 zeigt die Anteile der verwendeten Signalkategorien für alle Kontexte. Die Mehrheit der Handlungen stand im Kontext “Spiel”. Taktile Gesten waren in den Kontexten “Spiel” und “Unbekannter Kontext” stark vertreten aber auch in den Kontexten “Interesse” und “Vermeidung”. Akustische Signale traten am ehesten in den Kontexten “Kinderbetreuung” und “Agonismus” auf. Andere Kontexte sind nicht eindeutig mit einer Signalkategorie korreliert.

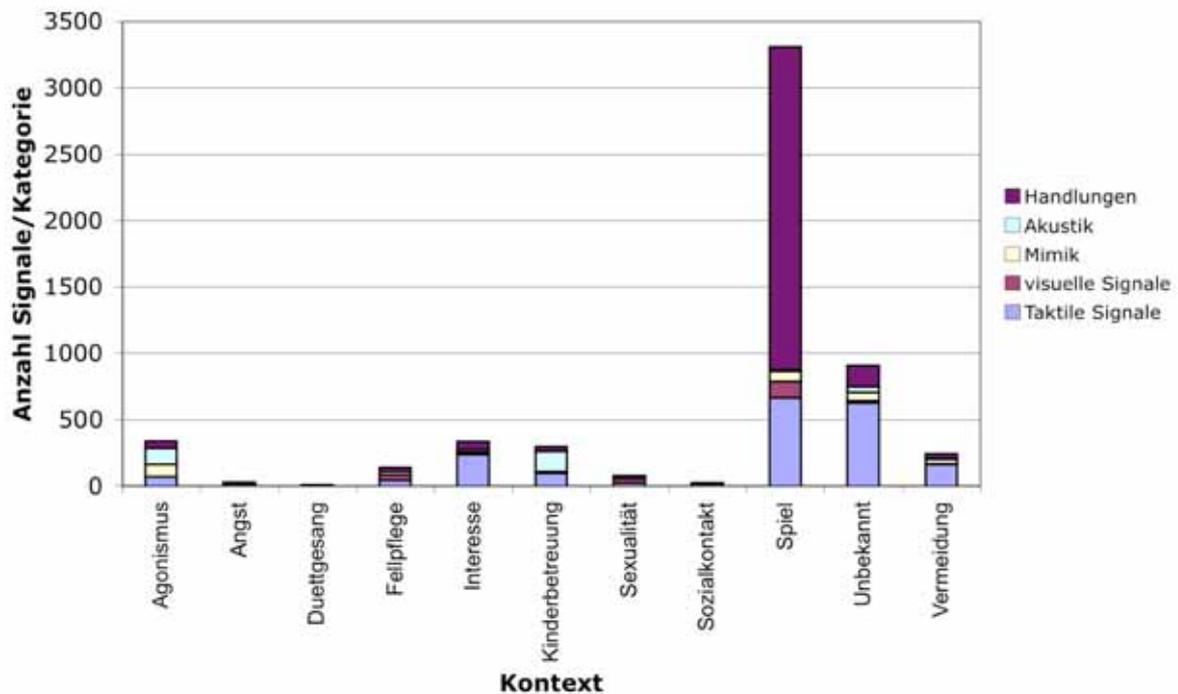


Abb. 3.32. Anteile der verwendeten Signalkategorien für alle Kontexte. (Datenquelle: alle Signale, N = 5705 Signale).

Abhängigkeit von der Gruppe

Die Verwendung der Signalkategorien in Abhängigkeit vom Kontext wird in Abbildung 3.33 für alle Gruppen separat dargestellt.

Handlungen im Kontext "Spiel" waren bei allen Gruppen die häufigste Signal/Kontext-Kombination, nur in Besançon nahm Akustik im Kontext "Kinderbetreuung" einen ähnlich hohen Stellenwert ein. In Duisburg wurde der Kontext "Agonismus" am flexibelsten, nämlich für taktile Gesten, Mimik und Handlungen, verwendet. Häufig waren auch Handlungen in unbekanntem Kontext.

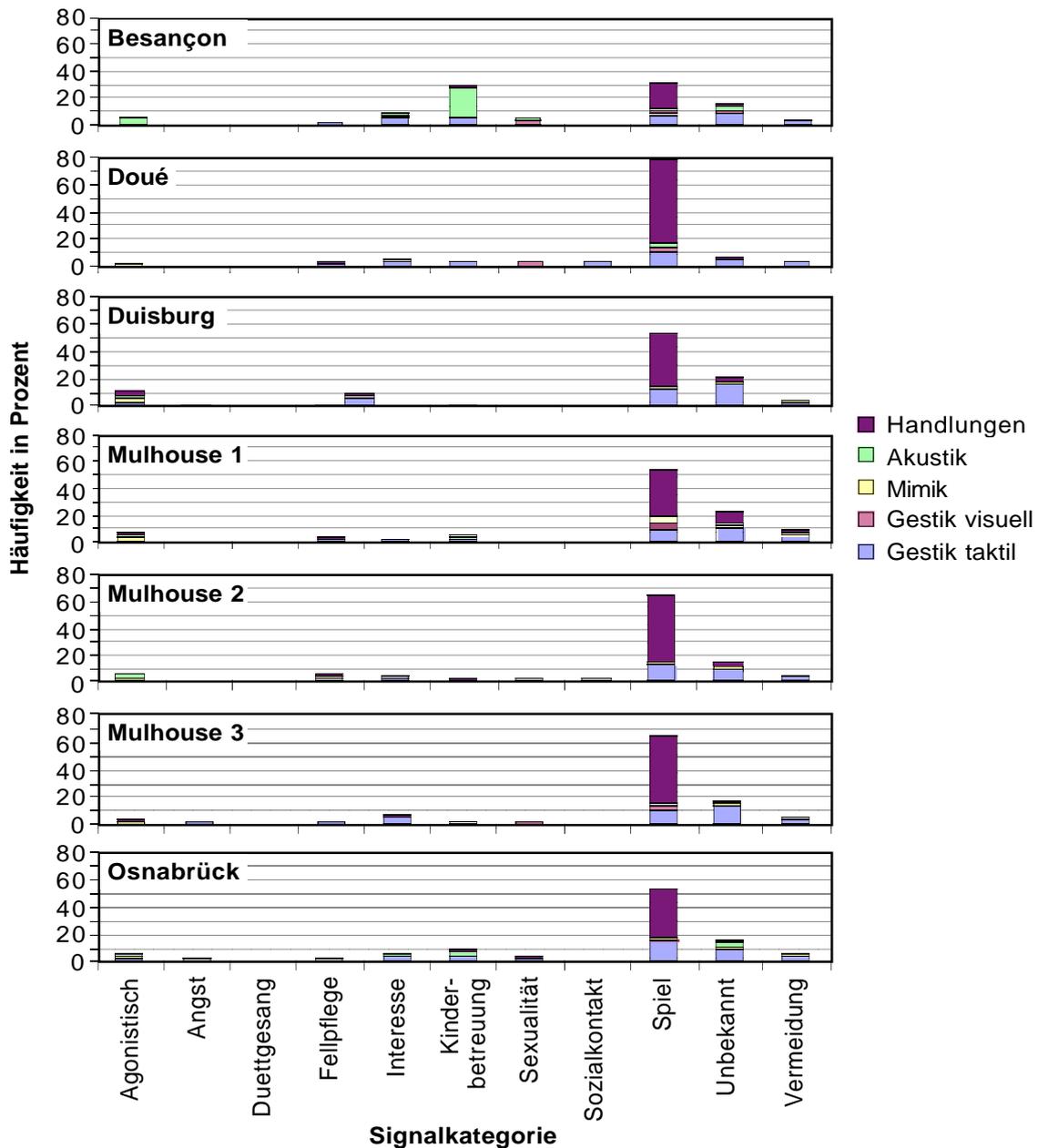


Abb. 3.33. Verwendung der Signalkategorien in Abhängigkeit vom Kontext für alle Gruppen als prozentuale Anteile. (Datenquelle: alle Signale, Besançon N = 371 Signale, Doué-la-Fontaine N = 671 Signale, Duisburg N = 1237 Signale, Mulhouse1 N = 693 Signale, Mulhouse2 N = 765 Signale, Mulhouse3 N = 1058 Signale, Osnabrück N = 910 Signale).

Abhängigkeit von der Altersklasse

Abbildung 3.34 zeigt die Verwendung der Signalkategorien in Abhängigkeit der einzelnen Alters/Geschlechtsklassen.

Bei Jungtieren hatten Handlungen in Kontext “Spiel” einen viel grösseren Stellenwert als bei Adulten. “Agonismus” wurde mit zunehmendem Alter häufiger und flexibler angewandt. Im Kontext “Sexualität” nahm vor allem der Anteil visueller Gestik und akustischer Signale bei adulten Weibchen stark zu.

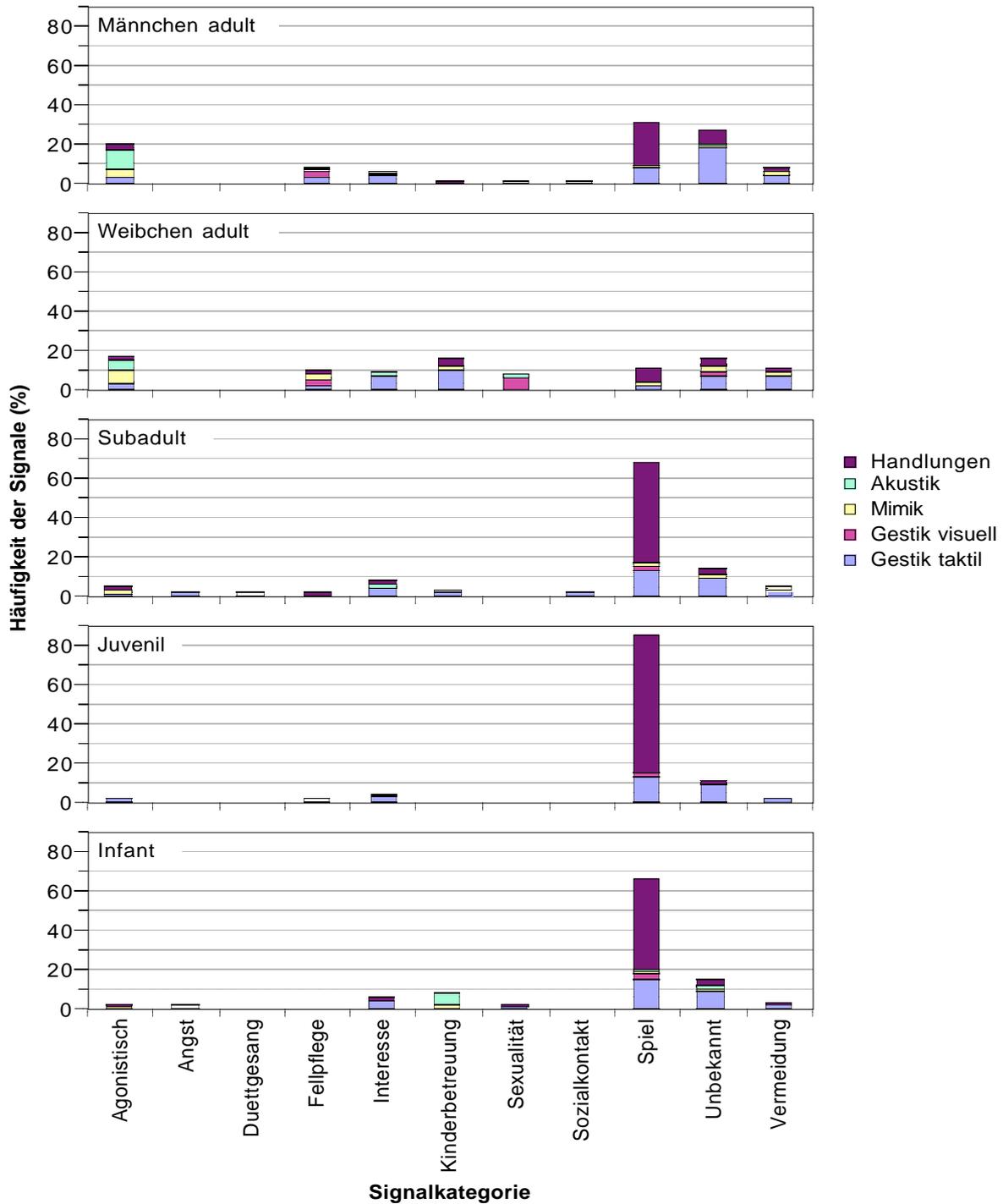


Abb. 3.34. Verwendung der Signalkategorien in Abhängigkeit vom Kontext für alle Altersklassen. (Datenquelle: alle Signale, Männchen adult N = 879 Signale, Weibchen adult 457 Signale, subadult N = 1156 Signale, juvenil N = 691 Signale, infant N = 2522 Signale).

Abhängigkeit vom Geschlecht

Unterschiede im Gebrauch der Signalkategorien in Abhängigkeit vom Kontext zwischen den Geschlechtern (unabhängig von der Altersklasse) werden in Abbildung 3.35 verglichen.

Wenn man alle Altersklassen zusammen nach Geschlecht auftrennte, zeigten sich keine signifikanten Unterschiede in der Häufigkeit der verwendeten Kontexte (Mann Whitney-U-Test, $p > 0.05$).

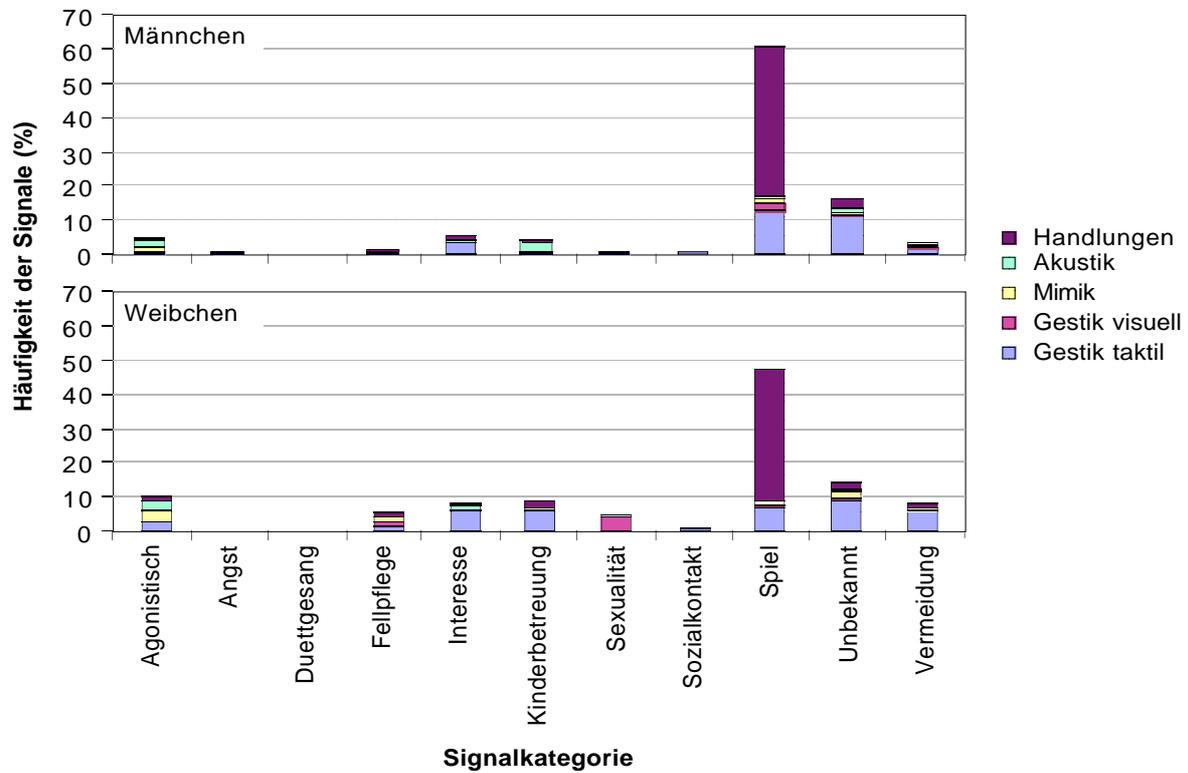


Abb. 3.35. Verwendung der Signalkategorien in Abhängigkeit vom Kontext für Männchen und Weibchen. (Datenquelle: alle Signale, Männchen N = 4770 Signale, Weibchen N = 935 Signale).

3.10 Aufmerksamkeitsstatus

Nachfolgend wird der Aufmerksamkeitsstatus vom Empfänger eines Signals und dessen Reaktion auf das Signal betrachtet.

Visuelle Gesten, Mimik und Handlungen wurden vor allem an aufmerksame Sender gesandt (Abbildung 3.36). Taktile und akustische Signale wurden dagegen häufiger gegenüber nicht aufmerksamen Empfängern verwendet.

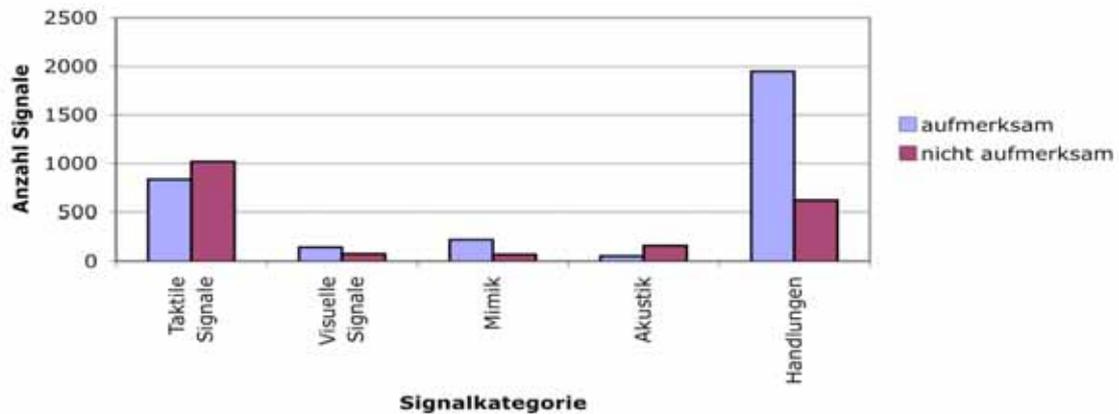


Abb. 3.36. Aufmerksamkeitsstatus in Abhängigkeit der Signalkategorien (Datenquelle: alle Signale mit dazugehörigem Aufmerksamkeitsstatus, N = 5568 Signale).

Der Anteil an Signalen jeder Signalkategorie, der an aufmerksame Empfänger adressiert wurde, ist in Abbildung 3.37 getrennt nach Alters/Geschlechtsklassen dargestellt. Geschlechtsunterschiede zwischen Adulten wurden mittels Chi-Quadrat-Vierfeldertafeln untersucht. Männchen richteten signifikant mehr taktile Gesten an aufmerksame Empfänger als Weibchen ($p < 0.0001$). Dasselbe gilt auch für akustische Signale und Handlungen (in beiden Fällen $p < 0.0001$). Für visuelle Gestik und Mimik wurde kein signifikanter Geschlechtsunterschied gefunden ($p > 0.05$). Bezüglich Altersklassen liess sich kein klarer Trend erkennen. Infans schienen vor allem visuelle Gesten und Mimik etwas weniger oft gegenüber aufmerksamen Empfängern anzuwenden als alle anderen Altersklassen.

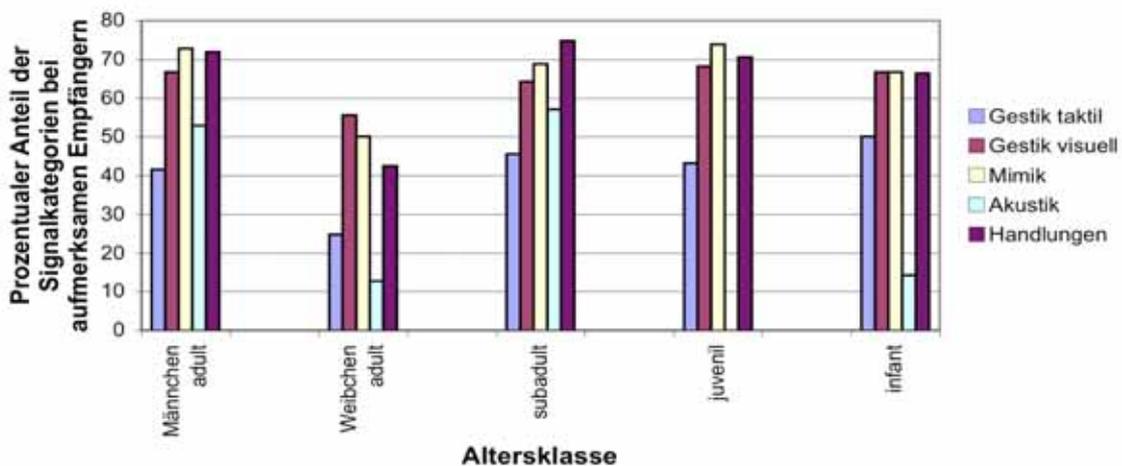


Abb. 3.37. Anteil der Signale, die an aufmerksame Empfänger gesendet wurden, aufgeteilt nach Altersklassen (Datenquelle: alle Signale mit dazugehörigem Aufmerksamkeitsstatus, N = 5568 Signale).

Abbildung 3.38 zeigt, wie oft auf Signale der verschiedenen Kategorien entweder eine Reaktion (Zustandsänderung) des Empfängers erfolgte oder nicht, beziehungsweise wie oft eine eventuelle Reaktion nicht zu erkennen war. Im Gegensatz zu allen anderen Signalkategorien folgte auf Handlungen mehrheitlich eine Reaktion.

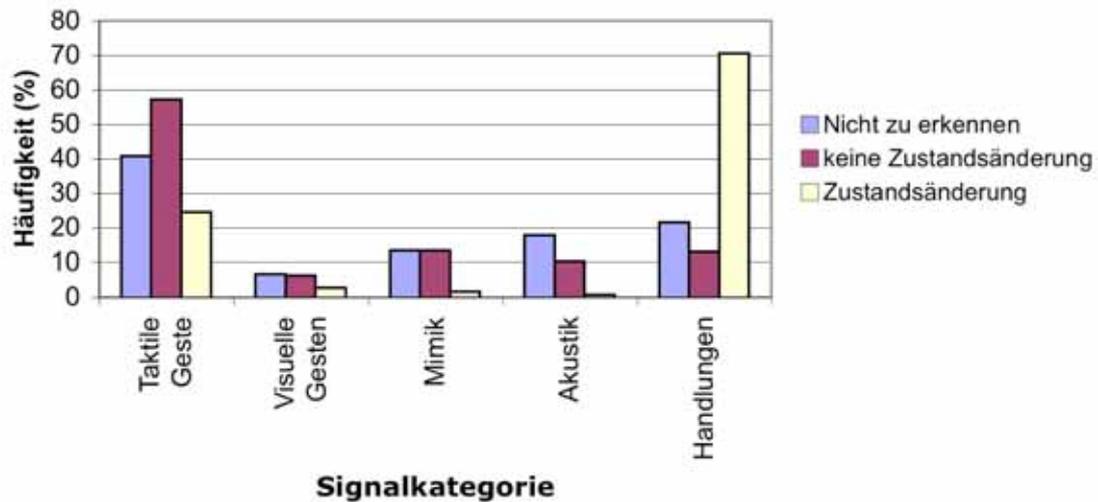


Abb. 3.38. Reaktion der Empfänger in Abhängigkeit der Signalkategorien (Datenquelle: alle Signale mit dazugehöriger Antwort, N = 5568 Signale).

3.11 Interaktionen zwischen Sender und Empfänger

Unter den Aspekten Alter und Geschlecht wurden die Interaktionen, aufgetrennt nach Zoos, betrachtet (Tabellen 3.6 und 3.7). In den Tabellen sind Mittelwerte aufgezeigt. Wenn beispielsweise zwei Adulte in einer Gruppe waren, konnten beide als Sender mit dem Infans interagieren. Die Gesamtzahl, der von Adulten an das Infans gesendeten Signalen, wurde deshalb durch zwei geteilt. Auf dieselbe Weise wurden alle Tabellenwerte, unter Berücksichtigung der Anzahl Tiere pro Altersklasse, angepasst.

Alle Interaktionsmöglichkeiten wurden genutzt. Die Leerstellen in der Tabelle sind auf Absenzen bestimmter Altersklassen zurückzuführen.

Adulte kommunizierten viel weniger als Jungtiere. Wenn mehrerer Jungtiere in einer Gruppe waren, kommunizierten diese mehr untereinander als mit Adulten. In Mulhouse3, Duisburg und Doué-la-Fontaine richteten adulte Sender mehr Signale an Adulte als an Jungtiere. In den vier anderen Zoos sandten die Adulten die meisten Signale an Infans.

Tabelle 3.6. Interaktionen zwischen den Altersklassen infant, juvenil, subadult und adult. Die Zahlen stellen Mittelwerte dar, unter Berücksichtigung der Anzahl Tiere pro Altersklasse (Datenquelle: alle beantworteten Signale, N = 5568).

Zoo	Altersklasse Sender	Altersklasse Empfänger				Empfänger total
		infans	juvenil	subadult	adult	
Besançon	infans	–	–	–	102.0	102.0
	adult	60.0	–	–	17.0	77.0
	total	60.0	–	–	119.0	
Doué-la-Fontaine	infans	–	205.0	–	25.0	230.0
	juvenil	183.0	–	–	57.0	240.0
	adult	13.5	27.5	–	31.0	72.0
total	196.5	232.5	–	113.0		
Duisburg	infans	–	–	314.0	45.3	359.3
	subadult	211.0	–	–	41.0	252.0
	adult	27.7	–	51.7	94.5	173.8
total	238.7	–	365.7	180.8		
Mulhouse1	infans	–	–	–	244.5	244.5
	adult	69.5	–	–	56.0	56.0
	total	69.5				
Mulhouse2	infans	–	–	309.0	31.0	340.0
	subadult	180.0	–	–	30.5	210.5
	adult	17.0	–	37.0	15.0	69.0
total	197.0	–	346.0	76.5		
Mulhouse3	infans	–	209.0	115.0	28.5	352.5
	juvenil	159.0	–	186.0	24.0	369.0
	subadult	45.0	131.0	–	2.0	178.0
adult	6.5	19.5	7.5	24.0	57.5	
total	210.5	359.5	308.5	78.5		
Osnabrück	infans	–	–	194.0	83.0	277.0
	subadult	330.0	–	–	35.0	365.0
	adult	29.5	–	26.0	16.0	71.5
total	359.5	–	220.0	134.0		

Auch betreffend Geschlecht wurden alle Interaktionsmöglichkeiten genutzt (Tabelle 3.7). Männchen sandten mehr Signale und kommunizierten häufiger untereinander als mit Weibchen.

Tabelle 3.7. Interaktionen zwischen den Geschlechtern. Die Zahlen stellen Mittelwerte dar, unter Berücksichtigung der Anzahl Tiere pro Geschlecht (Datenquelle: alle beantworteten Signale, N = 5568).

Zoo	Geschlecht Sender	Geschlecht Empfänger		Empfänger total
		männlich	weiblich	
Besançon	männlich	165.0	56.5	221.5
	weiblich	31.5	–	31.5
	total	196.5	56.5	
Doué-la-Fontaine	männlich	33.0	147.0	180.0
	weiblich	147.5	43.0	190.5
	total	180.5	190.0	
Duisburg	männlich	1027.0	26.0	1053.0
	weiblich	20.0	–	20.0
	total	1047.0	26.0	
Mulhouse1	männlich	463.0	97.0	560.0
	weiblich	13.5	–	13.5
	total	476.5	97.0	
Mulhouse2	männlich	608.0	19.0	627.0
	weiblich	23.3	–	23.3
	total	631.3	19.0	
Mulhouse3	männlich	228.5	116.7	345.2
	weiblich	74.7	7.0	81.7
	total	303.2	123.7	
Osnabrück	männlich	635.0	57.0	692.0
	weiblich	27.0	–	27.0
	total	662.0	57.0	

3.12 Vergleich von Schopfgibbons mit Siamangs

Grundlage für den Vergleich von Schopfgibbons mit Siamangs waren die Schopfgibbon-Daten der vorliegenden Arbeit, die mit den von Liebal (2001) erhobenen Siamang-Daten verglichen wurden. Zur Datenaufnahme und zur Auswertung wurden in beiden Studien die gleichen Methoden verwendet. Bei der Beobachtung von 28 Schopfgibbons über 279.75 Stunden wurden in der vorliegenden Arbeit 5705 Signale registriert. Liebal (2001) hatte 137.25 Stunden lang 14 Siamangs beobachtet und 4112 Signale unterschieden. Eine detailliertere Übersicht über die Datengrundlage des folgenden Vergleiches findet sich in Anhang 9.

Signalrepertoire

Mit 34 verschiedenen Signalen war das Repertoire von Schopfgibbons etwas kleiner als das von Siamangs mit 38 Signalen. Siebzehn Signale wurden sowohl bei Schopfgibbons und Siamangs beobachtet (Anstupsen, Festhalten, Gegenstand rütteln taktil, Sanfte Berührung, Schlagen, Umarmen, Wegstossen, Ziehen, Arm ausstrecken, Körper ruckartig bewegen, Anspringen, Balgen, Beissen, Jagen, Purzelbaum, Mund offen voll, Mund offen halb). Weitere 17 Signale wurden nur bei Schopfgibbons beobachtet (Dirigieren, Gegenstand wegnehmen, Hand ablösen, Schütteln eines Körperteiles, Arm zum Schlag ausholen, Aufforderndes Umblicken, Körperteil zur Fellpflege anbieten, Turnen vor Empfänger, Jungtier zum Absteigen auffordern, Drohgesicht, Mund auf und zu, Futterlaut, Hohe Töne, Hunger-

laut, Paarungslaut, Schimpfen, Spielgesicht) und 21 Signale ausschliesslich bei Siamangs (Angedeuteter Biss, Füsseln, In Kehlsack greifen, Körperteil schütteln, Mit Füßen umgreifen, Unter Armen reiben, Anogenitalregion präsentieren, Direktes Positionieren, Gegenstand rütteln visuell, Handgelenk anbieten, Kopf zurückwerfen, Kopfstand, Körperteil anbieten, Wegrennen antäuschen, Schaukeln, Grienen, Schnute, Quieken, Quietschen, Schreien, Zwitschern). Gewisse Unterschiede könnten darauf zurückzuführen sein, dass die zu vergleichenden Datensätze von zwei verschiedenen Beobachtern erhoben wurden. Gemeinsame akustische Signale fehlten, da ein Vergleich der akustischen Signale ohne Tonaufnahmen sehr schwierig war. Zudem war das Auftreten bestimmter Signaltypen bei nur einer der beiden Gibbongattungen nur bedingt aussagekräftig. Wenn der Unterschied nur auf sehr wenigen beobachteten Signalen basiert, könnte es lediglich auf Zufall beruhen, dass er nur bei einer der beiden Gattungen beobachtet wird.

Häufigkeit von Signalen

Die am häufigsten verwendeten Signale bei Schopfgibbons waren "Balgen", "Festhalten" und "Schlagen". Im Gegensatz dazu wandten Siamangs mit "Mund offen voll" ein mimisches Signal am häufigsten an; darauf folgten "Anspringen", "Ziehen" und "Balgen".

Variabilität des Signalrepertoires

Weder Siamangs noch Schopfgibbons setzten das gesamte Signalrepertoire ein. Von Schopfgibbons wurde nur "Wegstossen" von allen Individuen verwendet, bei Siamangs machten alle Tiere Gebrauch von "Anstupsen", "Sanfte Berührung", "Ziehen" und "Schlagen". "Wegstossen" beschränkte sich bei Siamangs auf einzelne Gruppen.

Bei beiden Gattungen gab es Signale, die spezifisch waren für adulte Tiere und im Zusammenhang mit Sexualverhalten auftraten. Die Signale in diesem Zusammenhang waren gattungsspezifisch: "Paarungslaut" wurde von adulten Schopfgibbonweibchen angewandt, adulte Siamang-Männchen verwendeten "Füsseln", "Mit Füßen umgreifen" und "Unter den Armen reiben". Von den adulten Weibchen beider Gattungen wurde im sexuellen Kontext "Körper ruckartig hochziehen" verwendet. Bei Schopfgibbons war "Spielgesicht" und bei Siamangs "Grienen" spezifisch für die Mimik der männlichen Tiere.

Ausführung taktiler Gesten

Zur Ausführung taktiler Gesten wurden sowohl bei Schopfgibbons wie auch bei Siamangs die Hände am häufigsten verwendet. Keine der beiden Gattungen zeigte eine konsistente Händigkeit, beide nutzten linke und rechte Hände etwa gleich häufig; das Gleiche galt auch für die Füße, die jedoch viel seltener verwendet wurden. Diese Aussage galt auch für die meisten Individuen. Nur ein einziger Schopfgibbon wies eine signifikante Handpräferenz für taktile Gesten auf; für Siamangs wurde dies nicht statistisch überprüft.

Ziel taktiler Gesten

Bei Schopfgibbons wie bei Siamangs waren Rumpf, Arme und Kopf wichtigste Zielregionen taktiler Gesten. Dazu kam bei Siamangs die Halsregion, die bei Schopfgibbons nie berührt wurde.

Kontextrepertoire

Bei beiden Gattungen wurden die Kontexte "Agonismus", "Fellpflege", "Gesang", "Kinderbetreuung", "Sexualität", "Spiel" und "Unbekannter Kontext" verwendet. Bei Schopfgibbons kamen zusätzlich "Angst", "Interesse", "Sozialkontakt" und "Vermeidung", bei Siamangs "Affilatives Verhalten", "Nahrungsaufnahme" und "Submissives Verhalten" dazu.

Häufigkeit der verwendeten Kontexte

Bei beiden Gattungen war der meist verwendete Kontext "Spiel". Bei Siamangs hatte der Kontext "Fellpflege" einen etwas höheren Stellenwert als bei Schopfgibbons.

Variabilität in der Verwendung von Kontexten

Bezüglich "Agonismus" zeigte sich bei Schopfgibbons und Siamangs in Abhängigkeit von Alterklassen und Geschlecht die gleiche Tendenz. Bei Infans und Juvenilen war der Anteil an "Agonismus" noch sehr klein, er stieg bei Subadulten an und erfuhr nochmals eine Steigerung bei den Adulten. Bei Siamangs war der Anteil an "Agonismus" etwas höher als bei Schopfgibbons und bei beiden Gattungen war der Anteil bei Männchen etwas höher als bei Weibchen. Der Kontext "Spiel" nahm bei beiden Gattungen mit zunehmendem Alter ab und wurde von Männchen häufiger verwendet als von Weibchen.

Adulte Siamangs kommunizierten in allen Kontexten, bei adulten Schopfgibbons waren keine Signale im Kontext "Gesang" registriert worden. Bei Siamangs der Altersklassen Infans und Juvenil wurde "Submissives Verhalten" nicht beobachtet, bei Schopfgibbons wurden überhaupt keine Signale diesem Kontext zugeordnet. Juvenile und Infans von Schopfgibbons wandten Signale in allen Kontexten an.

Die Häufigkeit jedes einzelnen Kontexts wurde zwischen Siamang- und Schopfgibbonindividuen mit Mann-Whitney-*U*-Tests verglichen. Die Vergleiche wurden für Jungtiere und Adulte getrennt geführt. Die Resultate dazu finden sich in Anhang 10. Die adulten Tieren der beiden Gattungen unterschieden sich stärker als die Jungtiere. Adulte Siamangs verwendeten die Kontexte "Agonismus", "Fellpflege", "Gesang", "Sexualität" und "Sozialkontakt" signifikant häufiger als Schopfgibbons. Umgekehrt signalisierten adulte Schopfgibbons im Kontext "Vermeidung" häufiger als Siamangs. Für Jungtiere bestätigten sich diese Resultate nur für die Kontexte "Fellpflege", "Sozialkontakt" und "Vermeidung". Zusätzlich traten bei jungen Schopfgibbons Signale im Kontext "Unbekannt" häufiger auf als bei jungen Siamangs.

Flexibilität

Beim Vergleich der Flexibilität unterschieden sich die Gattungen am deutlichsten in den Signalkategorien Handlungen, Akustik und taktile Gesten. Schopfgibbons wandten Signale flexibler an als Siamangs in den Kategorien Taktile Gesten (6.25 vs. 4.9), Mimik (5.4 vs. 5.0) und Handlungen (5.3 vs. 2.3). Für die Kategorie Visuelle Gesten zeigte sich kein Unterschied (3.0, vs. 3.0). Einzig in der Kategorie Akustik waren Siamangs flexibler als Schopfgibbons (5.25 vs. 3.6).

Verwendung der Signalkategorien

Während bei Schopfgibbons Handlungen und taktile Gesten den grössten Anteil der Signalgebung ausmachten, war es bei Siamangs neben den taktilen Gesten die Mimik. Wie bei Siamangs stieg der Gebrauch von Mimik bei Schopfgibbons mit dem Alter an. Bei Schopfgibbons verwendeten Weibchen im Vergleich zu Männchen mehr mimische Signale.

Die Häufigkeit jeder einzelnen Signalkategorie wurde zwischen Siamang- und Schopfgibbonindividuen mit Mann-Whitney-*U*-Tests verglichen. Die akustischen Repertoires der beiden Gattungen konnten ohne bioakustische Analyse von Tonaufnahmen nicht verglichen werden und wurde daher hier nicht berücksichtigt. Die Vergleiche wurden für Jungtiere und Adulte getrennt geführt. Beim Vergleich zwischen adulten Tieren unterschieden sich Siamangs und Schopfgibbons deutlicher als beim Vergleich zwischen Jungtieren. In allen Signalkategorien unterschieden sich die Gattungen statistisch signifikant: adulte Siamangs produzierten konsistent mehr Signale der Kategorien "Taktile Gesten", "Visuelle Gesten" und

“Mimik” als Schopfgibbons. Umgekehrt produzierten adulte Schopfgibbons mehr “Handlungen” als Siamangs. Unter Jungtieren liessen sich die Befunde nur für die Signalkategorien “Visuelle Gesten” und “Handlungen” bestätigen. Die Resultate dazu finden sich in Anhang 11.

Aufmerksamkeitsstatus

Bezüglich Aufmerksamkeitsstatus gab es grosse Abweichungen zwischen Siamangs und Schopfgibbons. Schopfgibbons richteten taktile und akustische Signale öfter an unaufmerksame als an aufmerksame Empfänger. Siamangs richteten alle Signale häufiger an aufmerksame als an unaufmerksame Empfänger. Die Untersuchung der Signalkategorien, welche beim Signalempfänger eine Zustandsänderung auslösten, zeigte bei Schopfgibbons und Siamangs das gleiche Bild. Nur auf Handlungen reagierten die Empfänger vorwiegend mit einer Änderung des Aufmerksamkeitsstatus.

4. Diskussion

Signalrepertoire

Das Signalrepertoire von Schopfgibbons umfasste mit 34 Signalen die gleiche Grössenordnung wie dasjenige der Siamangs mit 38 Signalen (Liebal, 2001.) Davon wurden 17 Signale von Siamangs und Schopfgibbons gemeinsam verwendet. Nach Liebal et al. (2004b) nahm der Umfang des Signalrepertoires bis zu einem Alter von sechs Jahren stetig zu und bei Adulten wieder ab. Für die Schopfgibbons der vorliegenden Studie liess sich diese Aussage nicht bestätigen. Infans und adulte Schopfgibbons hatten die gleiche maximale Anzahl an Signalen verwendet, bei Juvenilen und Subadulten waren es weniger.

Nachfolgend wird auf einige Signale eingegangen, die auch in früheren Arbeiten erwähnt wurden. Bei Signalvergleichen anhand von Beschreibungen muss beachtet werden, dass die Benennung der Signale nicht einheitlich ist. Auch der Zeitpunkt der Veröffentlichungen spielt eine Rolle, da früher beispielsweise im Zusammenhang mit Kommunikation mehr auf visuelle Signale fokussiert wurde, während heute die Betrachtungen umfassender sind (Maestriperi, 1996).

“Ziehen” entsprach etwa “Greifen nach Sozialpartner” in der Arbeit von Hold an Schopfgibbons (1998). Es hatte die Funktion, die Aufmerksamkeit eines Tieres auf sich zu lenken und diente oft als Spielaufforderung. Auch “Balgen” war ein Signal im Spielkontext. Es wurde auch bei Weisshandgibbons und Siamangs dokumentiert (Baldwin & Teleki, 1976; Orgeldinger, 1994). Beide Verhaltensweisen, “Ziehen” und “Balgen”, wurden häufiger von Jungtieren als von Adulten gezeigt. Orgeldinger (1989) stellte die Hypothese auf, dass adulte Tiere den Jungtieren nur als Ersatzpartner dienen, wenn keine anderen Jungtiere vorhanden sind.

“Anogenitalinspektion” wurde oft im Zusammenhang mit der Prüfung der sexuellen Bereitschaft erwähnt (Hold, 1998). Das Signal fand man auch bei Siamangs (Liebal et al., 2004b; Orgeldinger, 1994). Nach meinen Beobachtungen könnte es auch einfach Teil der Körperpflege sein.

“Umarmen” entspricht “embrace” und war ein weit verbreitetes Signal, das neben Weisshandgibbons und Siamangs auch bei Schimpansen und Bonobos beobachtet wurde (Liebal et al., 2004b; Pika et al., 2005). Nach Hold (1998) wurde das Signal von jungen Schopfgibbons oft nach dem Spiel mit anderen Jungtieren gegenüber der Mutter angewendet; manchmal trat es zusammen mit Beschwichtigung auf (Ellefson, 1974) oder in Situationen allgemeiner Erregung (Baldwin & Teleki, 1976). In der vorliegenden Studie war das Signal nicht sehr häufig und der Kontext meistens unbekannt. Am häufigsten wurde das Signal von Jungtieren an Adulte und Subadulte gerichtet. “Umarmen” kam auch zwischen adulten Männchen und adulten Weibchen vor und könnte auch eine freundschaftliche Geste darstellen.

“Körperteil zur Fellpflege anbieten” beschrieb Hold (1998) als “Aufforderung zum Social Grooming”. Das Signal wurde hauptsächlich von Adulten verwendet und wurde auch bei Siamangs beobachtet (Orgeldinger, 1994).

“Körper ruckartig hochziehen” war in meiner Arbeit das einzige Signal, welches als Aufforderung zur Paarung diente. In der Literatur fand ich in diesem Zusammenhang “Paarungsaufforderung” (Hold, 1998), “upward thrust” bei Siamangs (Palombit 1992) und “sexual croach” bei Weisshandgibbons (Ellefson, 1974).

“Mund offen-Gesicht” war in der Literatur weit verbreitet und wurde auch bei Siamangs und Weisshandgibbons beobachtet (Chivers, 1976; Ellefson, 1974; Palombit 1992). Es konnte in unterschiedlichen Kontexten verwendet werden und entsprach möglicherweise dem Signal “grimace”, das von Weisshandgibbons in den Kontexten Angst und Unsicherheit angewendet wurde (Baldwin & Teleki, 1976).

“Drohgesicht” wurde neben Schopfgibbons auch bei Weisshandgibbons und Siamangs beobachtet (Baldwin & Teleki, 1976; Orgeldinger, 1994).

“Futterlaute” wurden während dem Fressen oder beim Anblick von Futter geäussert. Sie wurden auch von Eichler (2002) bei Schopfgibbons beschrieben. In dieser Arbeit hatte ich nur diejenigen Laute einbezogen, die beim Anblick von Nahrung ausgestossen wurden; die Laute während des Fressens hatte ich nicht als intentional angesehen. “Futterlaute” bei Schopfgibbons könnten eine Nahrung-anzeigende Funktion haben. Nach der Beschreibung waren sie vergleichbar mit den “glunks” der Siamangs, welchen eine mögliche kommunikative Bedeutung zugeschrieben wurde (pers. Mitteilung von Fox in Chivers, 1976). Akustische Signale schienen, im Gegensatz zur Gestik, oft eine hinweisende Funktion zu erfüllen und daher auch enger an bestimmte Kontexte gebunden zu sein (Tomasello & Zuberbühler, 2002).

Lautäusserungen im Zusammenhang mit Spiel wurden häufig und ganz unterschiedlich umschrieben. Bei Schopfgibbons spricht Eichler (2002) von “Spiellauten”, erwähnte in diesem Kontext aber auch “Pfeif-” und “Piepslaute”. “Spiellaute” oder “gurgels” wurden bei Siamangs erwähnt (Chivers 1976; Orgeldinger, 1989), während Carpenter (1940) bei Weisshandgibbons von “chirps” und “squeals” sprach.

“Jagen” wurde von Hold (1998) als “Schnelles Verfolgen” bezeichnet und konnte von ihr ausschliesslich zwischen männlichen Tieren beobachtet werden. Auch in meinen Beobachtungen waren adulte Weibchen kaum in “Jagen” involviert. Das Signal wurde auch bei Weisshandgibbons und Siamangs beobachtet (Baldwin & Teleki, 1976; Orgeldinger, 1994).

“Purzelbaum” war ein typisches Signal im spielerischen Kontext. Es wurde auch bei Weisshandgibbons (Baldwin & Teleki, 1976) und Siamangs (Orgeldinger 1994) beobachtet. Das Signal könnte auch eine Übersprungshandlung beim Konflikt zwischen zwei nicht zu vereinbarenden Motivationszuständen darstellen (Krebs & Davies, 1996, S.423).

Häufigkeiten von Signalen

“Balgen” war das häufigste Signal bei Schopfgibbons. Sein Anteil an allen verwendeten Signalen machte 38.3% aus. Die Häufigkeit von “Balgen” stand im Zusammenhang mit der Gruppenzusammensetzung, da fast ausschliesslich Jungtiere involviert waren. Im Unterschied zu vielen anderen Primaten und bedingt durch die momogame Lebensweise und Einlingsgeburten, spielten bei Gibbons nie gleichaltrige Jungtiere zusammen (Chivers 1972, Gittins & Raemakers, 1980). Das Signalrepertoire änderte sich mit dem Alter. Signale im Zusammenhang mit Spiel waren typisch für Jungtiere, solche im Kontext Sexualität und Kinderbetreuung wurden vor allem von Adulten verwendet. Bei Schimpansen waren sehr viele Signale ausschliesslich für eine Altersklasse spezifisch (Tomasello, 1989). Auch wenn diese Tendenz bei Gibbons etwas weniger stark ausgeprägt war, zeigte sie doch, dass in unterschiedlichen Lebensabschnitten unterschiedliche Signalfunktionen bedeutsam waren und die Signale am häufigsten angewendet werden, deren Funktion für die jeweilige Altersklasse am relevantesten war.

Mit zunehmendem Alter nahm die Häufigkeit der gesendeten Signale ab. Vermutlich war dies korreliert mit der abnehmenden Abhängigkeit von anderen Gruppenmitgliedern. Auch das enge und langdauernde Zusammenleben der Gruppenmitglieder führte dazu, dass die

Tiere ihre Aktivitäten mit einem Minimum an sozialen Interaktionen koordinieren konnten (Chivers, 1971, 1972; Gittins & Raemaekers, 1980).

Die Beobachtungen in Zoos hatten den Vorteil, dass die Tiere aus geringer Distanz beobachtet werden konnten. So war es auch möglich leise akustische sowie mimische Signale zu beobachten. Zoologische Gärten konnten die natürlichen Lebensbedingungen von Schopfgibbons aber nur begrenzt simulieren. Auch wenn die Tiere ein arttypisches Verhaltensrepertoire zeigten (Fox, 1977), konnte es sein, dass die Häufigkeiten der verwendeten Signale im Vergleich zum Freiland stark variierten. Im Zoo nahm das Sozialverhalten zu, da Nahrungssuche und Verteidigung weitgehend wegfielen. "Behavioural enrichment"-Versuche zeigten wie Beschäftigungsmöglichkeiten das Verhalten von Tieren beeinflussten (Markowitz & Spinelli, 1986; Kaune, 1997). Wenn gewisse Signale im Zoo an Bedeutung zu verlieren schienen, liess dies vermuten, dass sie Tiere in freier Wildbahn eher ein grösseres Repertoire hätten (Ellefson, 1974; Tomasello, 1989).

Variabilität des Signalrepertoires

Keine der Schopfgibbon-Gruppen hatte das gesamte Signalrepertoire der untersuchten Schopfgibbons angewendet (34 Signale). Das grösste Repertoire einer Gruppe umfasste 26, das kleinste 20 Signale. Elf Signale wurden von allen Gruppen verwendet. In der Anwendung der einzelnen Signale zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Gruppen. Das wies darauf hin, dass es so etwas wie ein Grundrepertoire für Schopfgibbons gab. Auch bei Siamangs wurde nur ein gruppenspezifisches Signal ("Kopfstand") gefunden, das weder auf die Sozialstruktur der Gruppe noch auf die Haltungsbedingungen zurückgeführt werden konnte (Liebal, 2001). Von Schimpansen war beispielsweise gruppenspezifischer Werkzeuggebrauch bekannt, der auf individuelles Lernen und Kulturtransmission von Generation zu Generation hinwies (Goodall, 1991).

Individuelle Unterschiede im Gebrauch von Signalen

Die Anwendung taktiler Gesten zeigte deutliche Unterschiede zwischen Jungtieren und Adulten. Alle Jungtiere verwendeten häufiger taktile Gesten als Adulte. Einzige Ausnahme war Remus, der schon zu den Adulten gezählt wurde, aber noch in der Eltern-Gruppe lebte. Am meisten taktile Gesten verwendete das Infans Clif.

Das häufigste taktile Signal war "Festhalten". "Anstupsen" zeigte als einziges taktiles Signal einen geschlechtsspezifischen Unterschied und wurde von adulten Männchen signifikant öfter angewendet.

Visuelle Gesten im Spielkontext wie "Turnen vor Empfänger" und "Aufforderndes Umblicken" wurden von Jungtieren signifikant häufiger verwendet. "Körper zur Fellpflege anbieten" dominierte dafür bei Adulten. "Körper ruckartig hochziehen" war ein für adulte Weibchen typisches Signal im Kontext "Sexualität".

"Drohgesicht" wurde in allen Altersklassen beobachtet, "Spielgesicht" dagegen wurde signifikant häufiger von Jungtieren verwendet. Keines der mimischen Signale zeigte geschlechtsspezifische Unterschiede in der Häufigkeit der Anwendung.

"Hungerlaut" und "Hohe Töne" waren typisch für das akustische Repertoire von Jungtieren, Adulte wendeten dagegen häufiger "Schimpfen" und "Futterlaute" an. Adulte Männchen verwendeten häufiger "Hohe Töne" als adulte Weibchen.

Jungtiere machten nicht nur ganz allgemein viel häufiger Gebrauch von Handlungen, sondern verwendeten "Balgen", "Jagen" und "Anspringen" signifikant häufiger als Adulte.

Ausführung taktiler Gesten

Bei der Ausführung von Signalen wurden die Hände am häufigsten verwendet. Nach Marler (1965) war die Hand bei Primaten das am häufigsten verwendete Körperteil um physisch Kontakt herzustellen. Nach De Waal (2003) wurden mit den Händen ausgeführte Gesten (*free hand gestures*) sogar ausschliesslich von Vertretern Hominoiden verwendet.

Alle Individuen verwendeten bei der Ausführung taktiler Gesten beide Hände etwa gleich oft, nur Sulu wies eine signifikante Rechtshändigkeit auf. Stafford et al. (1990) hatten für verschiedenen Gibbonarten die Händigkeit bei der Futteraufnahme und beim Hangeln getestet. Sie stellten bei zwei von drei untersuchten Weisshandgibbons eine deutliche Rechtspräferenz beim Autogrooming und bei einem Tier die Bevorzugung der linken Hand fest.

Ein statistischer Vergleich der Verwendung von linkem und rechtem Fuss war weniger aussagekräftig, da die Füsse insgesamt sehr selten verwendet wurden, um taktile Signale auszuführen.

Vielleicht begünstigte die Brachiation die ausgeglichene Verwendung von linken und rechten Extremitäten. Dies würde erklären, warum grosse Menschenaffen im Vergleich zu den Gibbons eine deutlichere Händigkeit aufwiesen (de Waal, 2003).

Die Betrachtung der vier häufigsten taktilen Signale einzeln für alle Individuen zeigte, dass die zur Ausführung von taktilen Signalen verwendeten Körperteile je nach Signal variierten. Während für "Ziehen" und "Schlagen" fast ausschliesslich die Hände verwendet wurden, kamen beim "Festhalten" und "Wegstossen" verschiedene Körperteile zum Einsatz. Für "Wegstossen" liess sich der Befund damit erklären, dass Tiere oft während dem Hangeln festgehalten wurden und keine Hand zum Wegstossen frei war.

Ziel taktiler Gesten

Mit Ausnahme von "Umarmen", das immer den Rücken einbezog, war die Zielregion bei der Ausführung von taktilen Gesten variabel. Die häufigste Zielregion war auch hier der Rücken, wahrscheinlich weil er viel Angriffsfläche bot, darauf folgten Arme und am seltensten war die Anogenitalregion das Ziel.

Häufigkeit der verwendeten Kontexte

Alle Signale wurden in einem der elf in dieser Studie definierten Kontexte ausgeführt. Der Kontext beeinflusste die Bedeutung von Signalen und war das Mass für die Flexibilität von Signalen.

Die meisten Signale (58%) standen im Kontext "Spiel". Dies dürfte damit zusammenhängen, dass Jungtiere häufiger Signale anwendeten als Adulte und Jungtiere in dieser Studie stark vertreten waren. Im Kontext "Gesang" wurden kaum Signale registriert. Die Tiere schienen sich dann auf die Lautäusserungen zu konzentrieren, und weil diese an Artgenossen ausserhalb der Gruppe adressiert waren, rückten Signale innerhalb der Gruppe in den Hintergrund. Gibbongesänge waren stark ritualisierte Signale, und oft wurden spezifische Distanzen zwischen den Tieren innerhalb der Gruppe eingehalten (Haimoff, 1981). Der kleine Anteil an Signalen im Kontext "Sozialverhalten" hing damit zusammen, dass "Grooming" in dieser Arbeit nicht als intentionales Signal definiert und deshalb nicht berücksichtigt wurde. Oft ging der Kontext "Spiel" in "Angst" über und eine Unterscheidung ist schwierig. Dies wäre eine mögliche Erklärung des geringen Anteils von Signalen im Kontext "Angst".

Variabilität in der Verwendung von Kontexten

Wie bei der Signalanwendung zeigten sich auch bezüglich den Kontexten keine signifikanten Unterschiede zwischen den sieben untersuchten Gibbongruppen.

Auch beim Vergleich zwischen den Alters/Geschlechtsklassen zeigte sich in der Verwendung der Kontexte ein ähnliches Bild wie bei der Signalanwendung, nämlich signifikante Unterschiede zwischen Infans und Adulten. Den Kontext "Spiel" verwendeten Infans signifikant häufiger sowohl als adulte Männchen wie auch als adulte Weibchen. Dies wies wiederum auf grosse Bedeutung des Kontextes "Spiel" bei Jungtieren hin. In den Kontexten, "Interesse" und "Kinderbetreuung" verwendeten Infans signifikant mehr Signale als adulte Männchen und in den Kontexten "Angst" und "Unbekannt" signifikant mehr als adulte Weibchen.

Flexibilität

Nach Tomasello et al. (1994) war die Trennung von einem Signal und dessen Zweck die Grundlage für Flexibilität in der Signalverwendung. Nur durch diese Entkoppelung war es möglich ein Signal in unterschiedlichen Kontexten zu verwenden.

Mit durchschnittlich 6.3 Kontexten wurden Taktile Gesten am flexibelsten verwendet. "Schlagen" wurde zum Beispiel nur im Kontext "Angst" nicht verwendet; es konnte aber je nach Kontext eine völlig andere Bedeutung haben. Dies zeigte, wie wichtig es war, den Kontext bei der Interpretation eines Signals zu berücksichtigen. Paarungsstörungen waren die häufigsten Situationen, in denen "Schlagen" im Kontext "Sexualität" angewendet wurde. Auf wenige Kontexte beschränkten sich taktile Signale, die Gegenstände einbezogen und die daher an sich schon sehr situations-spezifisch waren.

In durchschnittlich 5.4 Kontexten wurde Mimik angewandt. Handlungen wurden in durchschnittlich 5.3 Kontexten benutzt. Deutlich weniger flexibel verwendet wurden Akustik (durchschnittlich in 3.6 Kontexten) und visuelle Gesten (durchschnittlich in 3.0 Kontexten).

Visuelle Gesten werden von Schopfgibbons in den Kontexten "Fellpflege", "Interesse", "Sexualität", "Spiel" und "Unbekannt" eingesetzt. Der bevorzugte Aufenthalt wilder Gibbons in dichten Baumkronen könnte ein Grund sein für die sehr spezifische Verwendung von visuellen Gesten. Im Gegensatz zu Gibbons verwendeten viele andere Primaten visuelle Signale auch dazu, um die Dominanz festzulegen (Maestriperi, 1996). Dies führte zur zusätzlichen Anwendung von Signalen in Kontexten wie "Angst", "Vermeidung" und "Sozialkontakt".

Mimik trat oft begleitend mit Handlungen oder taktilen Gesten auf, wenn der Empfänger schon sensibilisiert - und der Abstand zwischen Sender und Empfänger klein war. Mimik setzte kurze inter-individuelle Distanzen voraus. Dies führte dazu, dass verschiedene Kommunikationskanäle genutzt und kombiniert werden konnten (Deputte, 1982).

Meine Befunde unterstützten die Hypothese, dass vokale Kommunikation bei Primaten weniger Flexibilität als gestische Kommunikation (*gestural communication*: visuelle und taktile Gesten zusammen) zeigen sollte, da Akustik evolutionär wichtigere Funktionen als Gestik einschloss (Tomasello & Zuberbühler, 2002).

Betrachtung der Signalkategorie

Mit 49.6% war "Handlungen" die am häufigsten verwendete Signalkategorie, gefolgt von "Taktile Gesten" (34.5%), "Akustik" (6.5%), "Mimik" (5.5%), "Visuelle Gesten" (3.9%).

Ein Vergleich der Anwendung der Signalkategorien sowie der einzelnen Signale zwischen Alters/Geschlechtsklassen (Infans, Juvenile, Subadulte, adulten Weibchen und adulten Männchen) zeigte hauptsächlich zwischen Infans und adulten Tieren beiderlei Geschlechtes signifikante Unterschiede bei taktilen Gesten, visuellen Gesten und Handlungen. Die kontinuierliche Abnahme in der Häufigkeit der verwendeten Signale von Infans über Juvenile, Subadulte zu Adulten war dabei sicher von Bedeutung.

Während bei Schopfgibbons die Hälfte aller Signale “Handlungen” waren, dominierten bei Siamangs “Taktile Gesten”. Dazu musste wiederum die Gruppenzusammensetzung berücksichtigt werden: waren viele Jungtiere in der Gruppe, wurden mehr Handlungen beobachtet. In den sieben von mir untersuchten Gibbongruppen waren je ein Infans und bis zwei weitere Jungtiere vorhanden, während sich in der Siamangstudie zwei Infans, drei Juvenile und zwei Subadulte sich auf vier Gruppen aufteilten (Liebal, 2001, Liebal et al., 2004b).

Bei der Kommunikation zwischen Gibbongruppen spielte die Akustik die grösste Rolle (Deputte, 1982), im Gegensatz dazu macht sie innerhalb der Gruppe einen kleineren Teil aus. Die akustischen Signale wurden von Eichler (2002) detailliert beschrieben. In der vorliegenden Arbeit wurden sie nur grob unterteilt und waren sicher unterrepräsentiert.

Olfaktorische Signale wurden in der vorliegenden Arbeit nicht berücksichtigt und ich hatte auch kein Signal dieser Art beobachtet. Dies bestätigte die geringe Wichtigkeit von olfaktorischen Signalen bei Menschenaffen (Geissmann et al., 1994; Marler, 1965).

Aufmerksamkeitsstatus

Der Anteil von Gestik, Akustik und Handlungen, die an aufmerksame Empfänger adressiert wurden, war bei adulten Männchen höher als bei adulten Weibchen.

Eine Steigerung mit dem Alter von “Ritualisierung” über “Antwort abwarten” zu “Blickwechsel” wie bei Schimpansen (Tomasello, 1985) konnte ich für Schopfgibbons nicht bestätigen. Gleich wie bei Schimpansen (Tomasello et al., 1994) war aber der Aufmerksamkeitsstatus des Empfängers bereits für junge Gibbons von Bedeutung und wurde bei der Anwendung von Signalen berücksichtigt. Dies führte dazu, dass Signale, die einen aufmerksamen Empfänger voraussetzten, in ihrer Anwendung eingeschränkt wurden.

Vergleich Schopfgibbons/Siamangs

Siamangs nahmen innerhalb der Gibbons eine Sonderstellung ein. Sie waren die grössten unter den Gibbons, wiesen den höchsten Blattanteil in der Ernährung auf und zeigten als einzige der vier Gattungen väterliche Beteiligung beim Tragen der Jungtiere (Chivers, 1972). Dass die vokale Verteidigung des Territoriums bei den Siamangs weniger intensiv war als bei den kleineren Gibbonarten (Gittins & Raemaekers, 1980) könnte im Zusammenhang mit der stärkeren folivoren Ernährung gesehen werden. Falls Schopfgibbons dominant frugivor wären – was bei Hainan-Schopfgibbons der Fall zu sein scheint (Zhou Jiang, pers. Mitteilung an Thomas Geissmann) – dann dürfte das Aufsuchen geeigneter Futterbäume bei Schopfgibbons mehr Zeit beanspruchen als bei Siamangs und dies könnte zu einer geringeren durchschnittlichen Signalfrequenz bei Schopfgibbons führen. Nach Chivers (1976) wiesen Siamangs einen engeren Gruppenzusammenhalt als andere Gibbons auf; als Vergleich untersuchte Chivers den sympatrischen Weisshandgibbon (*Hylobates lar*). Falls Schopfgibbons wie Weisshandgibbons einen weniger engen Gruppenzusammenhalt aufweisen würden, wäre zu erwarten, dass sie ebenfalls ein auffälligeres, häufiger eingesetztes Kommunikationsrepertoire aufweisen würden als Siamangs. In der vorliegenden Arbeit stellte sich aber heraus, dass der Umfang des Kommunikationsrepertoires bei Schopfgibbons und Siamangs vergleichbar war und nicht mit einer unterschiedlichen Kohäsion der Gruppe erklärt werden konnte. Die Grösse der Siamangs führte dazu, dass Mimik sowohl von Artgenossen wie auch von menschlichen Beobachtern besser erkannt werden konnte. Dies könnte erklären, weshalb Siamangs Signale häufiger visuelle Gesten und Mimik einsetzen.

Mit Ausnahme von Akustik wandten Schopfgibbons Signale flexibler an. Mögliche Ursachen für die geringere Signal-Flexibilität bei Siamangs könnten die kürzere Beobachtungsdauer und wiederum die Gruppenzusammensetzung gewesen sein. Da die Altersklasse Infans

unter den beobachteten Siamangs nur 14% ausmachte (2 von 14), bei den Schopfgibbons jedoch 25% (7 von 25), waren bei den Siamangs Signale im Kontext “Kinderbetreuung” und “Spiel” automatisch weniger vertreten.

In Kontext “Sexualität” schienen Siamangs andere Signale (“Füsseln”, “Mit Füßen umgreifen”, “Unter den Armen reiben”) zu verwenden als Schopfgibbons (“Paarungslaute”). Obwohl Liebal (2004) keine “Paarungslaute” für Siamangs beschrieb, muss einschränkend erwähnt werden, dass bei mehreren Siamanggruppen sogar bei Männchen und Weibchen schon “Paarungslaute” beobachtet wurden (Geissmann, pers. Kommentar).

Der statistische Vergleich zwischen Schopfgibbons und Siamangs zeigte grössere Unterschiede zwischen den adulten Tieren als zwischen den Jungtieren, und dies sowohl in der Häufigkeit der Signalkategorien wie auch der Kontexte. Dies hing damit zusammen, dass “Spiel” bei allen Jungtieren weit verbreitet war. Da adulte Tiere viel weniger Signale verwendeten als Jungtiere, fielen Unterschiede in der Anwendung von Signalen stärker ins Gewicht.

Allgemeine Diskussion

Abschliessend gehe ich auf einige spezielle Beobachtungen ein, die nicht direkt im Zusammenhang mit intentionaler Kommunikation standen.

Berkson (1966) vermutete, dass das Futterteilen bei freilebenden Gibbons vorübergehend erforderlich war, um den Jungtieren den Zugang zur Nahrung zu erleichtern. Schessler & Nash (1977) sahen es als Mittel, um soziale Bindungen zwischen dem Jungtier und anderen Familienmitgliedern zu erhalten oder zu stärken. Ein passives Nahrungsteilen kam nicht nur bei den hier untersuchten Schopfgibbons, sondern auch bei den Siamangs und anderen Gibbonarten häufig vor (Berkson & Schusterman, 1964; Fox, 1972, 1984; Orgeldinger, 1989). Bei der Gruppe im Osnabrück konnte ich einmal ein aktives Futterteilen zwischen Mutter und Kind beobachten. Dieses Verhalten war bei Primaten selten und wurde für Gibbons nur wenige Male bei einer Siamanggruppe beobachtet (Orgeldinger, 1989).

Baldwin & Teleki (1976) konnten beobachten, dass ein junges Weisshandgibbon-Weibchen beim Trinken ein einzelnes Blatt verwendete. Dazu tauchte das Weibchen dieses Blatt wiederholt ins Wasser und sog anschliessend die Feuchtigkeit ab. Ein ähnlicher Fall von “Werkzeuggebrauch” zeigte ein dreijähriges Gibbon-Weibchen, das einen Stofflappen verwendete, um bequem aus einer automatischen Tränke Wasser zu sammeln (Abordo, 1976). Die für diese Arbeit beobachteten Tiere in Doué-la-Fontaine benutzten Schlamm aus dem abgrenzenden Wassergraben und sogen daraus Wasser. Das Einweichen von Trockenfutter im Wassergraben wurde wiederholt gesehen, in anderen Gruppen konnte auch ein Einweichen von Brot beobachtet werden (Hold, 1998).

Angedeutete Vergewaltigungen von Jungtieren durch adulte Männchen sah ich wiederholt bei den Gruppen Besançon und Mulhouse1 (vgl. Edwards & Todd, 1991; Fox, 1977; Maestriperi, 1996). Mögliche Funktionen waren Dominanzdemonstration oder auch Spiel.

Speziell im Fall von Primaten gab es viele Kommunikationselemente, die klar kognitive Prozesse umfassten und flexible Verhaltensanpassungen darstellten, bei welchen die Tiere wissentlich Entscheide fällten, die auf mentalen Repräsentationen basierten (Tomasello & Zuberbühler, 2002). Es gab sogar Beispiele für das Verständnis interspezifischer Kommunikationssignale (Zuberbühler, 2002). Die Ansichten über die kognitiven Fähigkeiten von Gibbons waren kontrovers. Versuche zur Selbsterkennung zeigten, dass Gibbons Spiegel zur Betrachtung unerreichbarer Körperstellen nutzten, auf Markierungsversuche aber bisher nur in einem Fall reagierten (Hyatt, 1989; Ujhelyi et al., 2000). Eine Schwierigkeit bei verhaltensbiologischen Arbeiten war immer die Beurteilung der Tieren aus menschlicher Sicht (Hume, 1978). Povinelli (1999) bezweifelte, dass gleiche Verhaltensmuster auf

psychologische Ähnlichkeiten schliessen liessen, und auch de Waal (2003) vertrat die Meinung, dass die gleiche Geste in verschiedenen Arten eine andere Funktion haben kann.

Kommunikation war ein Instrument, um Gemeinschaften zu organisieren und somit ein Spiegel der Organisation von Gesellschaften. Gibbons wiesen mit ihrer monogamen und territorialen Lebensweise für Primaten relativ seltene Verhältnisse auf, die sich auch auf die Kommunikation auswirkten (Green & Marler, 1979; Shirek-Ellefson, 1972). Soziale Kommunikation bei Altweltaffen fand am häufigsten zwischen Mitgliedern der gleichen Sozialgruppe statt. Im Kommunikationsrepertoire und Zeitbudget der Gibbons spielten dagegen Muster, die im Zusammenhang mit territorialen Konflikten zwischen Nachbargruppen standen, eine wichtige Rolle.

Die qualitative und quantitative Beschreibung des Kommunikationsrepertoires der Schopfgibbons zeigte, dass sie Signale vielseitig, variabel und flexibel anwendeten. Das hier untersuchte Repertoire stellte nicht ein vollständiges Inventar aller von Schopfgibbons verwendeten Signale dar, sondern beschränkte sich auf intentionale, vom Sender gegenüber dem Empfänger gerichtet eingesetzte Signale zur Kommunikation innerhalb einer Familiengruppe.

Der Vergleich mit Siamangs deutete darauf hin, dass die Grundmuster der Kommunikation konstant waren, dass aber Anzahl, Kontext, Antworten und Häufigkeiten der Signale variierten (Shirek-Ellefson, 1972). Das gemeinsame Grundrepertoire wurde durch möglicherweise gattungsspezifische Kommunikationselemente ergänzt. Die Beschreibung der Kommunikation der bisher nicht in vergleichbarer Form untersuchten Gibbongattungen *Bunopithecus* und *Hylobates* wären deshalb von Interesse, auch für einen Vergleich mit phylogenetischem Hintergrund.

5. Zusammenfassung

5.1 Zusammenfassung

In den Zoos Mulhouse, Duisburg, Osnabrück, Doué-la-Fontaine und Besançon wurden insgesamt 28 Schopfgibbons (Gattung *Nomascus*) aus 7 Gruppen je 10 Stunden lang mit der focal-animal-sampling-Methode beobachtet und gefilmt. Aus der Auswertung von 279.75 Stunden Video-Material resultierte ein Signalrepertoire von 34 intentionalen Signalen.

Elf Signale wurden von allen Gruppen verwendet, aber keine Gruppe zeigte das gesamte Signalrepertoire. Das Repertoire der Gruppe aus Doué-la-Fontaine war mit 26 Signalen das grösste. Zwischen den Gruppen variiert die Anwendung der Signale nicht signifikant.

Der Vergleich der Alters/Geschlechtsklassen zeigte signifikante Unterschiede vorwiegend zwischen Infans und adulten Männchen sowie zwischen Infans und adulten Weibchen in der Häufigkeit der Anwendung von taktilen und visuellen Gesten sowie Handlungen. Von Infans über Juvenile, Subadulte zu Adulten nahm die Anwendungshäufigkeit von Signalen kontinuierlich ab.

“Balgen” war das häufigste Signal und schien am meisten von und zwischen Jungtieren angewendet zu werden. In diesem Zusammenhang musste auf den Einfluss der Gruppenzusammensetzung hingewiesen werden. Alle beobachteten Gruppen umfassten ein adultes Paar und mindestens ein Jungtier. Die monogame Lebensweise von Gibbons und die Einlingsgeburten im Abstand von etwa zwei Jahren (im Freiland eher drei Jahren) führten dazu, dass das junge Gibbons nie mit Gleichaltrigen spielten und “Balgen” deshalb eine Sonderform darstellte im Vergleich mit anderen Primaten.

“Taktile Gesten” waren nach “Handlungen” die am häufigsten verwendeten Signale. Sie wurden hauptsächlich mit den Händen ausgeführt, wobei linke und rechte Hand etwa gleich oft verwendet werden.

Elf verschiedene Kontexte wurden für Signale unterschieden. “Spiel” war der häufigste Kontext, was im Zusammenhang mit der Häufigkeit von “Balgen” stand. Der Vergleich der Kontexte, in denen die Signale verwendet wurden, zeigte keine Signifikanzen zwischen den Gruppen, aber zwischen Infans und adulten Männchen sowie zwischen Infans und adulten Weibchen.

Wurde ein Signal in verschiedenen Kontexten verwendet, beziehungsweise wurden im selben Kontext verschiedene Signale verwendet, spricht man von Flexibilität. Schopfgibbons wendeten Signale in durchschnittlich 5.25 Kontexten an. Handlungen wurden am flexibelsten verwendet, darauf folgten mit abnehmender Häufigkeit: taktile Gesten, Mimik, Akustik und visuelle Gesten.

Der Umfang des Signalrepertoires von Schopfgibbons war mit 34 gegenüber 38 Signalen vergleichbar mit dem publizierten Signalrepertoire von Siamangs. Siebzehn Signale wurden von Schopfgibbons und Siamangs verwendet.

Ein Vergleich zwischen Schopfgibbons und Siamangs zeigte signifikante Unterschiede in der Häufigkeit der verwendeten Signalkategorien wie auch der Kontexte, in denen die Signale standen. Diese Unterschiede waren zwischen adulten Tieren markanter als zwischen Jungtieren.

5.2 Résumé

Dans les zoos de Mulhouse, Duisburg, Osnabrück, Doué-la-Fontaine et Besançon j'ai filmé 28 gibbons (genus *Nomascus*) en 7 groupes avec la méthode "focal-animal-sampling". L'exploitation de 279.75 heures vidéo montrait un répertoire de 34 signaux intentionnels.

Onze signaux étaient utilisés par chaque groupe, mais aucun groupe ne se servait du répertoire complet. Le répertoire du groupe de Doué-la-Fontaine était le plus grand avec 26 signaux. Je n'ai pas trouvé des différences significatives entre les groupes quant à la fréquence d'utilisation des signaux.

La comparaison des âges/sexe-classes (stades: infantile: 0-2 ans, juvénile: 2-4 ans, sub-adulte: 4-6 ans, mâle adulte: après 6 ans, femelle adulte: après 6 ans) montraient des différences significatives surtout entre infantile et femelle et mâle adultes au niveau de la fréquence d'utilisation des catégories "gestes tactiles", "gestes visuelles" et les "actions" (mais pas au niveau de la fréquence d'utilisation des catégories "vocalisations" et "mimique"). Du stade infantile à celui d'adulte, en passant par le juvénile et le subadulte, la fréquence des signaux diminuait continuellement.

"Se chamailler" était le signal le plus fréquent et semblait d'être utilisé plus fréquemment par les jeunes animaux. Cela montre l'influence de la composition du groupe. Tous les groupes étaient composés d'un couple adulte et d'au moins un enfant. La vie monogame des gibbons et les naissances d'un seul enfant tous les deux ou trois ans ont pour conséquence que les jeunes gibbons n'ont jamais de compagnons de jeux du même âge.

"Actions" et "gestes tactiles" étaient les catégories dont ils se servaient le plus souvent. Les mains étaient l'instrument dominant pour ces gestes. Les gibbons ne sont pas plus droitiers que gauchers.

Onze contextes différents étaient distingués selon lesquels les signaux étaient utilisés. "Jeu" était le contexte plus éminent et était en rapport avec l'usage très fréquent de "se chamailler". La comparaison des contextes, dans lesquels les signaux étaient utilisés, ne montrait pas de différences significatives entre les groupes mais par contre entre les jeunes animaux et les femelles et les mâles adultes.

Si un signal était utilisé dans des contextes différents ou des signaux différents étaient utilisés en même contexte, on parlait de flexibilité. Les gibbons se sont servi de signaux d'une moyenne de 5.25 contextes. "Actions" était plus usé que "gestes tactiles", "mimique", "vocalisation" et "gestes visuels".

Avec 34 signaux, la grandeur du répertoire des signaux des gibbons était comparable à celle des siamangs (38 signaux). Les gibbons et des siamangs se servaient de 18 signaux semblables.

La comparaison de la fréquence d'usage des catégories de signaux et des contextes entre les gibbons et les siamangs montrait des différences significatives. Les différences étaient plus grandes entre les adultes qu'entre les jeunes.

6. Dank

Es freut mich an dieser Stelle allen danken zu können, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Ganz herzlich bedanken möchte ich mich bei Dr. Thomas Geissmann für die gute Betreuung und die vielen hilfreichen Ratschläge und Anregungen.

Ein ganz grosses Dankeschön an Katja Liebal für die Einführung in das Thema, die zur Verfügung gestellten Daten, die Hilfsbereitschaft und die vielen Ratschläge und Ermutigungen.

Der Schultz-Stiftung danke ich für das Vertrauen und die grosszügige Unterstützung meiner Arbeit und dem anthropologischen Institut der Universität Zürich-Irchel für die Nutzung der Infrastruktur.

Prof. Dr. David Senn hat mir das Thema vorgeschlagen und mir die Arbeit dadurch erst ermöglicht und mich auch immer motiviert.

Dominic Schuhmacher danke ich für die statistischen Ratschläge und Marie-Thérèse Schiffmann für die Hilfe bei der Übersetzung der Zusammenfassung ins Französische.

Ein ganz grosser Dank an die Zoos und ihre Mitarbeiter in Mulhouse, Duisburg, Osnabrück, Doué-la-Fontaine und Besançon. Sie haben mir die Video-Aufnahmen ermöglicht und waren immer wieder für mich da.

Ganz herzlich möchte ich mich auch bei meinen Eltern und Freunden bedanken für die liebe Unterstützung.

Die Zeit während meiner Filmaufnahmen wird mir immer in positiver Erinnerung bleiben. Die Schopfgibbons sind mir wirklich ans Herz gewachsen und sie sind der Mittelpunkt dieser Arbeit, deshalb auch ein grosses Dankeschön an Dorian, Fanny, Tai-Chi, Jack, Connie, Paco, Tao, Dan, Chloé, Oléa, Robin, Tonkin, Charly, Sophie, Remus, Sulu, Clif, Otti, Lena, Jerry, Golum, Yang, Emilie/Tai, Basmati, "Chéri", Manau, Gabrielle und Leeloo.

7. Literatur

- Abordo, E. J. 1976: The learning skills of gibbons. In: *Gibbon and siamang*, vol. 4 (Rumbaugh, D. M. ed). Karger, Basel and New York. pp. 106-134.
- Baldwin, L. A. & Teleki, G. 1976: Patterns of gibbon behavior on Hall's Island, Bermuda. A preliminary ethogram for *Hylobates lar*. In: *Gibbon and siamang*, vol. 4 (Rumbaugh, D. M. ed). Karger, Basel and New York. pp. 21-105.
- Berkson, G. 1966: Development of an infant in a captive gibbon group. *Journal of Genetic Psychology* 108, 311-325.
- Berkson, G. & Schusterman, R. J. 1964: Reciprocal food sharing of gibbons. *Primates* 5, 1-10.
- Buffon, G. L. L., comte de. 1767: *Histoire naturelle, générale et particulière*. (1749-1767, 15 vols.). Vol. 14, Paris.
- Carpenter, C. R. 1940: A field study in Siam of the behavior and social relations of the gibbon (*Hylobates lar*). *Comparative Psychology Monographs* 16, 1-212.
- Chadwick-Jones, J. 1998: *Developing a sozial psychology of monkeys and apes*. Psychology Press, East Sussex.
- Chivers, D. J. 1971: The Malayan siamang. *Malayan Nature Journal* 24, 78-86.
- . 1972: The siamang and the gibbon in the Malay peninsula. In: *Gibbon and siamang*, vol.1 (Rumbaugh, D. M. ed). Karger, Basel and New York. pp. 103-135.
- . 1974: The siamang in Malaya – A field study of a primate in tropical rain forest (*Contributions to primatology* vol. 4). Karger, Basel and New York.
- . 1976: Communication within and between family groups of siamang (*Symphalangus syndactylus*). *Behaviour* 57, 116-135.
- . 1977: The lesser apes. In: *Primate conservation* (Prince Rainier III of Monaco & Bourne, G. H. eds). Academic Press, New York. pp. 539-598.
- . 2001: The swinging singing apes: Fighting for food and family in far-east forests. In: *The apes: Challenges for the 21st century*. Brookfield Zoo, May 10-13, 2000, Conference Proceedings (Chicago Zoological Society ed). Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois, U.S.A. pp. 1-28.
- Cowlshaw, G. 1992: Song function in gibbons. *Behaviour* 121, 131-153.
- De Waal, F. 1988: The communicative repertoire of captive bonobos compared to that of chimpanzees. 184-245.
- . 2003: Darwin's legacy and the study of primate visual communication. *Annals New York Academy of Sciences* 1000, 7-31.
- Deputte, B. L. 1982: Duetting in male and female songs of the white-cheeked gibbon (*Hylobates concolor leucogenys*). In: *Primate communication* (Brown, C. H. & Petersen, M. R. eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Edwards, A.-M. A. R. & Todd, J. D. 1991: Homosexual behaviour in wild white-handed gibbons. *Primates* 32, 231-236.
- Eichler, S. 2002: *Das Lautrepertoire der Schopfgibbons (Gattung Nomascus)*. Diploma thesis, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover.
- 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). Holt, Rinehart & Winston, New York. pp. 180-199.
- . 1974: A natural history of white-handed gibbons in the Malayan Peninsula. In: *Gibbon and siamang*, vol. 3 (Rumbaugh, D. M. ed). Karger, Basel and New York. pp. 1-136.

- Fischer, W. 1980: Einige Ergänzungen zur Haltung und Entwicklung des Schopfgibbons, *Hylobates (Nomascus) concolor* (Harlan). Milu 5, 167-193.
- . 1981: Forschende Kamera - Farbwechsel beim Schopfgibbon. Urania, Leipzig 57, 2-5.
- Fleagle, J. G. 1984: Are there any fossil gibbons? In: The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology (Preuschoft, H., Chivers, D. J., Brockelman, W. Y. & Creel, N. eds). Edinburgh University Press, Edinburgh. pp. 431-447.
- Fox, G. J. 1972: Some comparisons between siamang and gibbon behaviour. Folia Primatologica 18, 122-139.
- . 1977: Social dynamics in siamang. Ph.D. thesis, University of Wisconsin, Milwaukee.
- . 1984: Food transfer in gibbons. In: The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology (Preuschoft, H., Chivers, D. J., Brockelman, W. Y. & Creel, N. eds). Edinburgh University Press, Edinburgh. pp. 324-332.
- Geissmann, T. 1991: Reassessment of age of sexual maturity in gibbons (*Hylobates* spp.). American Journal of Primatology 23, 11-22.
- . 1993: Evolution of communication in gibbons (Hylobatidae). Ph.D. thesis, Anthropological Institute, Philosoph. Faculty II, Zürich University.
- . 1995: Gibbon systematics and species identification. International Zoo News 42, 467-501.
- . 2002: Taxonomy and evolution of gibbons. In: Anthropology and primatology into the third millennium: The Centenary Congress of the Zürich Anthropological Institute (Evolutionary Anthropology Vol. 11, Supplement 1) (Soligo, C., Anzenberger, G. & Martin, R. D. eds). Wiley-Liss, New York. pp. 28-31.
- . 2003a: Symposium on Gibbon Diversity and Conservation: Concluding resolution. Asian Primates 8, 28-29.
- . 2003b: Vergleichende Primatologie. Springer Verlag, Heidelberg & New York.
- Geissmann, T., Bohlen-Eyring, S. & Heuck, A. in press: The male song of the Javan silvery gibbon (*Hylobates moloch*). Contributions to Zoology.
- Geissmann, T. & Hultegger, A. M. 1994: Olfactory communication in gibbons? In: Current primatology, vol. 2: Social development, learning and behaviour, Vol. 2 (Roeder, J. J., Thierry, B., Anderson, J. R. & Herrenschmidt, N. eds). Université Louis Pasteur, Strasbourg. pp. 199-206.
- Geissmann, T., Nguyen Xuan Dang, Lormée, N. & Momberg, F. 2000: Vietnam primate conservation status review 2000 - Part 1: Gibbons (English edition). Fauna & Flora International, Indochina Programme, Hanoi.
- Gittins, S. P. & Raemaekers, J. J. 1980: Siamang, lar and agile gibbons. In: Malayan forest primates – Ten years' study in tropical rain forest (Chivers, D. J. ed). Plenum Press, New York. pp. 63-105.
- Goodall, J. 1991: Wilde Schimpansen: Verhaltensforschung am Gombe-Strom. Rowohlt, Reinbek.
- Grand, T. I. 1972: A mechanical interpretation of terminal branch feeding. Journal of Mammalogy 53, 198-201.
- Groves, C. P. 1972: Systematics and phylogeny of gibbons. In: Gibbon and siamang, vol. 1 (Rumbaugh, D. M. ed). Karger, Basel and New York. pp. 1-89.
- Haimoff, E. H. 1981: Video analysis of siamang (*Hylobates syndactylus*) songs. Behaviour 76, 128-151.
- Haimoff, E. H. 1983: Gibbon systematics for zoological parks. AAZPA (American Association of Zoological Parks and Aquariums) Regional Conference Proceedings 1983, 69-75.
- Hold, A. 1998: Das Verhaltensrepertoire des Weisswangen-Schopfgibbons (*Hylobates leucogenys*). Diploma thesis, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover.
- Hume, D. 1778 (Original work published 1739-1740): A treatise of human nature, Vol. 2 (Selby-Bigge, L. A. ed). Oxford: Clarendon Press, Oxford.

- Hyatt, C. W. 1998: Responses of gibbons (*Hylobates lar*) to their mirror images. *American Journal of Primatology* 45, 307-311.
- Kaune, N. 1997: Auswirkungen von Behavioural Enrichment auf Schopfgibbons (*Hylobates concolor gabriellae*) im Zoo Osnabrück. Staatsexamensarbeit, Fachbereich Biologie/Chemie, Universität Osnabrück.
- Kleiman, D. G. 1977: Monogamy in mammals. *Quarterly Review of Biology* 52, 39-69.
- Konrad, R. & Geissmann, T. 2006: Vocal diversity and taxonomy of the crested gibbons (genus *Nomascus*) in Cambodia. *International Journal of Primatology* 27, in press.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1996: Einführung in die Verhaltensökologie. Blackwell-Wissenschaftsverlag, Berlin und Wien.
- Leighton, D. R. 1987: Gibbons: Territoriality and monogamy. In: *Primate societies* (Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. & Struhsaker, T. T. eds). University of Chicago Press, Chicago and London. pp. 135-145.
- Lernould, J.-M. 1993: International studbook: *Hylobates concolor* (Harlan, 1826) 1990, 1st edition. Parc Zoologique et Botanique, Mulhouse.
- Liebal, K. 2001: Soziale Kommunikation in Siamang-Familien (*Hylobates syndactylus*) in Zoologischen Gärten. Diploma thesis, Universität Leipzig, Fakultät für Biowissenschaften, Pharmazie und Psychologie.
- Liebal, K., Call, J. & Tomasello, M. 2004a: Use of gesture sequences in chimpanzees. *American Journal of Primatology* 64, 377-396.
- Liebal, K., Pika, S. & Tomasello, M. 2004b: Social communication in siamangs (*Symphalangus syndactylus*): Use of gestures and facial expressions. *Primates* 45, 41-57.
- Maestriperi, D. 1996: Gestural communication and its cognitive implications in pigtail macaques (*Macaca nemestrina*). *Behaviour* 133, 997-1022.
- Markowitz, H. & Spinelli, J. S. 1986: Environmental engineering for primates. In: *Primates. The road to self-sustaining populations* (Benirschke, K. ed.). New York and Berlin: Springer-Verlag. pp. 489-498
- Marler, P. 1965: Communication in monkeys and apes. In: *Primate behaviour* (De Vore, I. ed). Holt Rinehart and Winston, New York. pp. 544-584.
- . 1979: Sozial behaviour and communication. In: *The analysis of animal communication. Handbook of behavioural neurobiology*, Vol. 3 (Marler, P. & Vadenbergh, J. G. eds). Plenum Press. pp. 73-158.
- Morris, R. C. 1943: Rivers as barriers to the distribution of gibbons. *Journal of the Bombay Natural History Society* 43, 656.
- Orgeldinger, M. 1989: Untersuchungen zum Verhalten von Siamangs (*Hylobates syndactylus*, Raffles 1821) in zoologischen Gärten unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverhaltens. Diploma thesis, Fakultät für Biologie, Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg.
- . 1992: Food transfer in siamangs. In: *Abstracts of 14th Congress of the International Primatological Society*, August 16-21, 1992, Strasbourg, France, Strasbourg. p. 161.
- . 1994: Ethologische Untersuchung zur Paarbeziehung beim Siamang (*Hylobates syndactylus*) und deren Beeinflussung durch Jungtiere., Ruprecht-Karl-Universität, Heidelberg.
- Palombit, R. A. 1994: Extra-pair copulations in monogamous ape. *Animal Behaviour* 47, 721-723.
- . 1995: Longitudinal patterns of reproduction in wild female siamang (*Hylobates syndactylus*) and white-handed gibbons (*Hylobates lar*). *International Journal of Primatology* 16, 739-760.
- Parsons, R. E. 1940: Rivers as barriers to the distribution of gibbons. *Journal of the Bombay Natural History Society* 42, 434.
- . 1941: Rivers as barriers to the distribution of gibbons. *Journal of the Bombay Natural History Society* 42, 926.
- Pika, S., Liebal, K. & Tomasello, M. 2005: Gestural communication in subadult Bonobos (*Pan paniscus*): Repertoire and use. *American Journal of Primatology* 65, 39-61.

- Povinelli, D. J. 1999: Social understanding in chimpanzees: New evidence from a longitudinal approach. In: *Developing Theories of Intention: Social Understanding and Self-Control* (Zelazo, P., Astington, J. & Olson, D. eds). Erlbaum, Hillsdale, N.J. pp. 195–225.
- Raemaekers, J. J. 1984: Large versus small gibbons: Relative roles of bioenergetics and competition in their ecological segregation in sympatry. In: *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology* (Preuschoft, H., Chivers, D. J., Brockelman, W. Y. & Creel, N. eds). Edinburgh University Press, Edinburgh. pp. 209-218.
- Reichard, U. 1995: Extra-pair copulations in a monogamous gibbon (*Hylobates lar*). *Ethology* 100, 99-112.
- Rogers, L. J. & Kaplan, G. 2000: *Songs, roars and rituals: communication in birds, mammals and other animals*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Roos, C. & Geissmann, T. 2001: Molecular phylogeny of the major hylobatid divisions. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19, 486-494.
- Rutberg, A. T. 1983: The evolution of monogamy in primates. *Journal of Theoretical Biology* 104, 93-112.
- Schessler, T. & Nash, L. T. 1977: Food sharing among captive gibbons (*Hylobates lar*). *Primates* 18, 677-689.
- Schultz, A. H. 1938a: Researches on Asiatic primates. *Carnegie Institution of Washington Yearbook* 1937-1938 37, 314-315.
- . 1938b: To Asia after apes. *The Johns Hopkins Alumni Magazine* 26, 37-46.
- Shirek-Ellefson, J. S. 1972: Social communication in some Old World monkeys and gibbons. In: *Primate pattern* (Dolhinow, P. ed). Holt, Rinehardt and Winston, New York. pp. 297-311.
- Stafford, D. K., Milliken, G. W. & Ward, J. P. 1990: Lateral bias in feeding and brachiation in *Hylobates*. *Primates* 31, 407-414.
- Strier, K. B. 2000: *Primate behaviour ecology*. Allyn and bacon, Boston.
- Tomasello, M. 1985: The development of gestural communication in young chimpanzees. *Journal of Human Evolution* 14, 175-186.
- Tomasello, M., Gust, D. & Frost, G. 1989: The development of gestural communication in young chimpanzees: A follow-up. *Primates* 30, 35-50.
- Tomasello, M., Call, J., Nagell, K., Olguin, R. & Carpenter, R. 1994: The learning and the use of gestural signals by young chimpanzees: A trans-generational study. *Primates* 35, 137-154.
- Tomasello, M. & Zuberbühler, K. 2002: Primate vocal and gestural communication. In: *The cognitive animal* (Berkoff, M., Allen, C. S. & Burghardt, G. eds). MIT Press, Cambridge MA. pp. 293-299.
- Ujhelyi, M., Merker, B., Buk, P., Geissmann, T. &. 2000: Observations on the behavior of gibbons (*Hylobates leucogenys*, *H. gabriellae*, and *H. lar*) in the presence of mirrors. *Journal of Comparative Psychology* 114, 253-262.
- van Gulik, R. H. 1967: *The gibbon in China. An essay in Chinese animal lore*. E. J. Brill, Leiden.
- Van Hooff, J. A. R. A. M. 1967: The facial displays of catharrine monkeys and apes. In: *Primate ecology*, Vol. 7-68 (Morris, D. ed). Weidenfeld and Nicolson, London.
- Zuberbühler, K. 2002: A syntactic rule in forest monkey communication. *Animal Behaviour* 63, 293-299.

8. Anhänge

Anhang 1. Stichprobengrößen

Übersicht über die verwendeten Stichprobengrößen von Schopfgibbons.

Signalkategorie	Anzahl Signale/ Signalkategorie (alle beobachteten Signale)	Anzahl Signale/ Signalkategorie (nur wenn Fokustier = Sender)
Taktile Gesten	1967	973
Visuelle Gesten	224	120
Mimik	316	175
Akustik	370	231
Handlungen	2828	1413
Total Signale	5705	2912

Gruppe	Anzahl Signale	Alters-Geschlechts- klasse	Anzahl Signale
Besançon	371	Infans	2522
Doué-la-Fontaine	671	Juvenile	691
Duisburg	1237	Subadulte	1156
Mulhouse1	693	Männchen adult	879
Mulhouse2	765	Weibchen adult	457
Mulhouse3	1058		
Osnabrück	910		
Total Signale	5705		5705
Beantwortete Signale	5568		5568

Anhang 2. Vergleich der Signalhäufigkeiten zwischen den Gruppen

Vergleich der Häufigkeiten verwendeter Signale zwischen sieben Gibbongruppen (Mulhouse1, Mulhouse2, Mulhouse3, Duisburg, Osnabrück, Doué-la-Fontaine, Besançon) mit Kruskal-Wallis-Tests und Dunn post hoc Tests.

Signal	Kruskal-Wallis-Test	Dunn post hoc Test
Ziehen	$p > 0.05$	
Schlagen	$p > 0.05$	
Wegstossen	$p > 0.05$	
Festhalten	$p > 0.05$	
Sanfte Berührung	$p > 0.05$	
Gegenstand rütteln	$p > 0.05$	
Dirigieren	$p > 0.05$	
Anstupsen	$p > 0.05$	
Hand ablösen	$p > 0.05$	
Umarmen	$p > 0.05$	
Schütteln eines Körperteils des Empfängers	$p > 0.05$	
Gegenstand wegnehmen	$p > 0.05$	
Körperteil zur Fellpflege anbieten	$p > 0.05$	
Aufforderndes Umblicken	$p > 0.05$	
Arm nach etwas ausstrecken	$p > 0.05$	
Arm zum Schlag ausholen	$p > 0.05$	
Körper ruckartig hochziehen	$p > 0.05$	
Hüpfen vor Empfänger	$p > 0.05$	
Turnen vor Empfänger	$p > 0.05$	
Mund offen halb	$p = 0.0498$	$p > 0.05$
Spielgesicht	$p > 0.05$	
Mund offen voll	$p > 0.05$	
Drohgesicht	$p = 0.0173$	$p > 0.05$
Mund auf und zu	$p > 0.05$	
Hungerlaut	$p > 0.05$	
Schimpfen	$p > 0.05$	
Futterlaut	$p > 0.05$	
Paarungslaut	$p > 0.05$	
Hohe Töne	$p > 0.05$	
Jagen	$p > 0.05$	
Anspringen	$p > 0.05$	
Beissen	$p > 0.05$	
Purzelbaum	$p > 0.05$	
Balgen	$p > 0.05$	
Jungtier zum Absteigen auffordern	$p > 0.05$	

Anhang 3. Vergleich der Signalfrequenzen zwischen den Alters/Geschlechtsklassen

Vergleich der Häufigkeiten verwendeter Signale zwischen den fünf Alters-Geschlechtsklassen Infans, Juvenile, Subadulte, Männchen adult, Weibchen adult mit Kruskal-Wallis-Tests und Dunn post hoc Tests.

Signal	Kruskal-Wallis-Test	Dunn post hoc Test	
		Signifikante Kategorienvergleiche	<i>p</i>
Ziehen	<i>p</i> = 0.0187	Infans > adulte Männchen	<i>p</i> < 0.05
Schlagen	<i>p</i> = 0.0021	Infans > adulte Männchen	<i>p</i> < 0.05
		Infans > adulte Weibchen	<i>p</i> < 0.01
Wegstossen	<i>p</i> > 0.05		
Festhalten	<i>p</i> = 0.0023	Infans > adulte Männchen	<i>p</i> < 0.05
		Infans > adulte Weibchen	<i>p</i> < 0.05
Sanfte Berührung	<i>p</i> = 0.0195		<i>p</i> > 0.05
Gegenstand rütteln	<i>p</i> = 0.0143	Infans < Subadulte	<i>p</i> < 0.05
		Subadulte > adulte Männchen	<i>p</i> < 0.05
		Subadulte > adulte Weibchen	<i>p</i> < 0.05
Dirigieren	<i>p</i> = 0.0399		<i>p</i> > 0.05
Anstupsen	<i>p</i> = 0.0135	Infans > adulte Weibchen	<i>p</i> < 0.01
Hand ablösen	<i>p</i> > 0.05		
Umarmen	<i>p</i> > 0.05		
Schütteln eines Körperteils des Empfängers	<i>p</i> > 0.05		
Gegenstand wegnehmen	<i>p</i> = 0.0349		<i>p</i> > 0.05
Körperteil zur Fellpflege anbieten	<i>p</i> > 0.05		
Aufforderndes Umblicken	<i>p</i> > 0.05		
Arm nach etwas ausstrecken	<i>p</i> > 0.05		
Arm zum Schlag ausholen	<i>p</i> > 0.05		
Körper ruckartig hochziehen	<i>p</i> > 0.05		
Hüpfen vor Empfänger	<i>p</i> > 0.05		
Turnen vor Empfänger	<i>p</i> < 0.0001	Infans > Subadulte	<i>p</i> < 0.01
		Infans > adulte Männchen	<i>p</i> < 0.001
		Infans > adulte Weibchen	<i>p</i> < 0.001
Mund offen halb	<i>p</i> > 0.05		
Spielgesicht	<i>p</i> = 0.0386		<i>p</i> > 0.05
Mund offen voll	<i>p</i> > 0.05		
Drohgesicht	<i>p</i> > 0.05		
Mund auf und zu	<i>p</i> > 0.05		
Hungerlaut	<i>p</i> = 0.0002	Infans > Subadulte	<i>p</i> < 0.05
		Infans > adulte Männchen	<i>p</i> < 0.001
		Infans > adulte Weibchen	<i>p</i> < 0.01
Schimpfen	<i>p</i> = 0.0039	Infans > adulte Männchen	<i>p</i> < 0.01
Futterlaut	<i>p</i> > 0.05		
Paarungslaut	<i>p</i> > 0.05		
Hohe Töne	<i>p</i> > 0.05		
Jagen	<i>p</i> = 0.0053	Infans > adulte Weibchen	<i>p</i> < 0.05
		Subadulte > adulte Weibchen	<i>p</i> < 0.05
Anspringen	<i>p</i> = 0.0019	Juvenile > Subadulte	<i>p</i> < 0.05
		Juvenile > adulte Männchen	<i>p</i> < 0.01
		Juvenile > adulte Weibchen	<i>p</i> < 0.01
Beissen	<i>p</i> = 0.0288		<i>p</i> > 0.05
Purzelbaum	<i>p</i> = 0.0181	Juvenile > Subadulte	<i>p</i> < 0.05
		Juvenile > adulte Männchen	<i>p</i> < 0.05
		Juvenile > adulte Weibchen	<i>p</i> < 0.05
Balgen	<i>p</i> = 0.0006	Infans > adulte Männchen	<i>p</i> < 0.05
		Infans > adulte Weibchen	<i>p</i> < 0.01
Jungtier zum Absteigen auffordern	<i>p</i> > 0.05		

Anhang 4. Übersicht über das Vorkommen der einzelnen Signale in den Zoos, Altersklassen und Geschlechtern.

Alle Signale sind inks aufgelistet nach Signalkategorien und innerhalb dieser alphabetisch geordnet.

Signal	Zoo							Altersklasse				Geschlecht	
	Mulhouse1	Mulhouse2	Mulhouse3	Duisburg	Osnabrück	Doué-la-Fontaine	Besançon	infant	juvenil	subadult	adult	männlich	weiblich
Gestik taktil													
Anstupsen	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Dirigieren	x		x	x	x	x					x	x	x
Festhalten	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Gegenstand rütteln		x								x		x	
Gegenstand wegnehmen	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hand ablösen	x			x	x		x	x		x	x	x	x
Sanfte Berührung		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Schlagen	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Schütteln eines Körperteils	x							x				x	
Umarmen	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x
Wegstossen	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Ziehen	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x
Gestik visuell													
Arm nach etwas ausstrecken				x				x				x	
Arm zum Schlag ausholen					x					x		x	
Aufforderndes Umblicken			x			x	x	x	x			x	x
Körper ruckartig hochziehen		x	x			x	x		x		x		x
Körperteil zur Fellpflege anbieten	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x
Turnen vor Empfänger	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	
Mimik													
Drohgesicht	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x
Mund auf und zu				x	x						x	x	x
Mund offen halb	x	x		x	x	x		x	x	x	x	x	x
Mund offen voll	x	x		x				x			x	x	x
Spielgesicht	x	x	x	x		x		x	x		x	x	
Akustik													
Futterlaut				x		x	x				x	x	x
Hohe Töne	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hungerlaut	x	x		x	x	x	x	x				x	
Paarungslaut							x				x		x
Schimpfen	x	x	x	x	x	x	x			x	x	x	x
Handlungen													
Anspingen	x		x			x	x	x	x			x	x
Balgen	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Beissen	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Jagen	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Jungtier zum Absteigen auffordern					x	x					x		x
Purzelbaum	x		x	x		x		x	x		x	x	x

Anhang 5. Häufigkeiten der verwendeten Kontexte für alle Signale

Absolute Häufigkeiten der verwendeten Kontexte für alle Signale. Die Signale sind nach Signalkategorie und innerhalb dieser alphabetisch angeordnet.

Signal	Kontext										
	Agonismus	Angst	Fellpflege	Gesang	Interesse	Kinderbe- treuung	Sexualität	Sozialontakt	Spiel	Unbekannt	Vermeidung
Gestik taktil											
Anstupsen			6	1	4	17	6	1	106	61	
Dirigieren			11				8	1		8	1
Festhalten	9	13	12		30	6	3		203	176	25
Gegenstand rütteln									4	1	
Gegenstand wegnehmen					144	1			2		
Hand ablösen				1		3	3		8	3	1
Sanfte Berührung	1					1		2	2	16	
Schlagen	38		4	1	9	1	6	1	192	187	16
Schütteln eines Körperteils des Empfängers					1				1	2	1
Umarmen		1	1			2		8		15	
Wegstossen	17		6		26	50	2	2	40	66	119
Ziehen	4		2		25	10	2	3	109	94	2
Gestik visuell											
Arm nach etwas ausstrecken					3				1		
Arm zum Schlag ausholen	1								3	1	1
Aufforderndes Umblicken									13	1	
Körper ruckartig hochziehen							31			4	
Körperteil zur Fellpflege anbieten			44				5			1	
Turnen vor Empfänger					1	1		1	105	7	
Gestik taktil											
Drohgesicht	74	1	12		6	10			11	33	32
Mund auf und zu			1				1		2	1	
Mund offen halb	14	2	5		2				13	14	6
Mund offen voll	5		5		1	1			5	4	
Spielgesicht									46	9	
Akustik											
Futterlaut					6						
Hohe Töne	13	10		1	9	2	2		13	25	
Hungerlaut		2			1	148				14	
Paarungslaut							4				
Schimpfen	106				6					7	1
Handlungen											
Anspringen						1			14	2	
Balgen	20		2	2	38	4	3	6	2082	24	4
Beissen	31		25		14	18	8		50	108	27
Jagen	6				9	2		1	278	17	
Jungtier zum Absteigen auffordern						9					5
Purzelbaum			4						8	6	

Anhang 6. Vergleich der Kontexthäufigkeiten zwischen den Gibbongruppen

Vergleich der Häufigkeiten der verwendeten Kontexte zwischen sieben Gibbongruppen (Mulhouse1, Mulhouse2, Mulhouse3, Duisburg, Osnabrück, Doué-la-Fontaine, Besançon) mit Kruskal-Wallis-Tests.

Kontext	Kruskal-Wallis-Test
Agonismus	$p > 0.05$
Angst	$p > 0.05$
Fellpflege	$p > 0.05$
Gesang	$p > 0.05$
Interesse	$p > 0.05$
Kinderbetreuung	$p > 0.05$
Sexualität	$p > 0.05$
Sozialkontakt	$p > 0.05$
Spiel	$p > 0.05$
Unbekannt	$p > 0.05$
Vermeidung	$p > 0.05$
Alle Kontexte zusammen	$p > 0.05$

Anhang 7. Vergleich der Kontexthäufigkeiten zwischen den Alters / Geschlechtsklassen

Vergleich der Häufigkeiten der verwendeten Kontexte zwischen den fünf Alters-Geschlechtsklassen Infans, Juvenile, Subadulte, Männchen adult, Weibchen adult mit Kruskal-Wallis-Tests und Dunn post hoc Tests.

Kontext	Kruskal-Wallis-Test	Dunn post hoc Test	
		Signifikante Kategorienvergleiche	p
Agonismus	$p > 0.05$		
Angst	$p = 0.0248$	Infans > adulte Weibchen	$p < 0.05$
Fellpflege	$p > 0.05$		
Gesang	$p > 0.05$		
Interesse	$p = 0.0049$	Infans > adulte Männchen	$p < 0.05$
Kinderbetreuung	$p = 0.0026$	Infans > adulte Männchen	$p < 0.01$
Sexualität	$p > 0.05$		
Sozialkontakt	$p = 0.0416$		
Spiel	$p = 0.0005$	Infans > adulte Männchen	$p < 0.05$
		Infans > adulte Weibchen	$p < 0.01$
Unbekannt	$p = 0.0100$	Infans > adulte Weibchen	$p < 0.01$
Vermeidung	$p > 0.05$		
Alle Kontexte zusammen	$p = 0.0007$	Infans > adulte Männchen	$p < 0.05$
		Infans > adulte Weibchen	$p < 0.01$

Anhang 8. Vergleich der Signalkategorien zwischen den Alters/Geschlechtsklassen

Vergleich der Häufigkeiten verwendeter Signalkategorien zwischen den fünf Alters-Geschlechtsklassen Infans, Juvenile, Subadulte, Männchen adult, Weibchen adult mit Kruskal-Wallis-Tests und Dunn post hoc Tests.

Signalkategorie	Kruskal-Wallis-Test	Dunn post hoc Test	
		Signifikante Kategorienvergleiche	p
Gestik taktil	$p = 0.0016$	Infans > adulte Männchen	$p < 0.05$
		Infans > adulte Weibchen	$p < 0.01$
Gestik visuell	$p = 0.0052$	Infans > adulte Männchen	$p < 0.05$
		Infans > Subadulte	$p < 0.01$
Mimik	$p = 0.8339$		
Akustik	$p > 0.05$		
Handlungen	$p = 0.0004$	Infans > adulte Weibchen	$p < 0.01$
		Subadulte > adulte Weibchen	$p < 0.05$
Alle Kategorien zusammen	$p = 0.0007$	Infans > adulte Männchen	$p < 0.05$
		Infans > adulte Weibchen	$p < 0.01$

Anhang 9. Datenbasis für den Vergleich zwischen Schopfgibbons und Siamangs

Zusammenfassung der Daten für den Vergleich zwischen Schopfgibbons und Siamangs

		Schopfgibbons (vorliegende Studie)	Siamangs (Liebal, 2001)
Anzahl Tiere	Infans	7	2
	Juvenile	2	3
	Subadulte	4	2
	Männchen adult	8	4
	Weibchen adult	7	3
	Total	28	14
Anzahl Beobachtungsstunden		279.75	137.25
Anzahl gesendeter Signale	Taktile Gesten	1967	1404
	Visuelle Gesten	224	433
	Mimik	316	1005
	Akustik	370	420
	Handlungen	2828	850
	Total	5705	4112
Anzahl unterschiedener Signale		31	38
Anzahl unterschiedener Kontexte		11	10

Anhang 10. Vergleich der Kontexte zwischen Schopfgibbons und Siamangs

Für alle gemeinsamen Kontexte von Schopfgibbons und Siamangs wurde mit dem Mann-Whitney *U*-Test verglichen, ob es Unterschiede in der Anwendungshäufigkeit zwischen den beiden Gattungen gab.

Kontext	Schopfgibbons vs. Siamangs (Mann-Whitney- <i>U</i> -Tests)			
	Jungtiere		Adulte	
Agonismus	$p > 0.05$		$p = 0.0009$	Siamangs > Schopfgibbons
Fellpflege	$p = 0.0010$	Siamangs > Schopfgibbons	$p = 0.0006$	Siamangs > Schopfgibbons
Gesang	$p > 0.05$		$p = 0.0079$	Siamangs > Schopfgibbons
Kinderbetreuung	$p > 0.05$		$p > 0.05$	
Sexualität	$p > 0.05$		$p = 0.0315$	Siamangs > Schopfgibbons
Sozialkontakt/Bindeverhalten	$p = 0.0024$	Siamangs > Schopfgibbons	$p = 0.0003$	Siamangs > Schopfgibbons
Spiel	$p > 0.05$		$p > 0.05$	
Unbekannt	$p = 0.0005$	Schopfgibbons > Siamangs	$p > 0.05$	
Vermeidung/Submissives Verhalten	$p = 0.0089$	Schopfgibbons > Siamangs	$p = 0.0002$	Schopfgibbons > Siamangs

Anhang 11. Vergleich der Signalkategorien zwischen Schopfgibbons und Siamangs

Vergleich der Anwendungshäufigkeit für Signalkategorien zwischen Schopfgibbons und Siamangs getrennt für Jungtiere und Adulte.

Signalkategorie	Schopfgibbons vs. Siamangs (Mann-Whitney- <i>U</i> -Tests)			
	Jungtiere		Adulte	
Taktile Gesten	$p > 0.05$		$p = 0.0060$	Siamangs > Schopfgibbons
Visuelle Gesten	$p = 0.0141$	Siamangs > Schopfgibbons	$p = 0.0091$	Siamangs > Schopfgibbons
Mimik	$p > 0.05$		$p = 0.0002$	Siamangs > Schopfgibbons
Akustik	Nicht getestet, siehe Text		Nicht getestet, siehe Text	
Handlungen	$p = 0.0293$	Schopfgibbons > Siamangs	$p = 0.0410$	Schopfgibbons > Siamangs