

**Freilanduntersuchungen  
zur Ökologie und zum Verhalten von  
*Trachypithecus auratus kohlbruggei* (Haubenlanguren)  
im West-Bali-Nationalpark, Indonesien**



**D i s s e r t a t i o n**

der Fakultät für Biologie  
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen  
zur Erlangung des Grades eines Doktors  
der Naturwissenschaften

vorgelegt von

**Martina Vogt**

aus

Saal an der Donau

2003

Tag der mündlichen Prüfung: 17.10.2003

Dekan: Prof. Dr. H.U. Schnitzler

1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Maier

2. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Ganzhorn

Als vernunftbegabte Spezies ist der *Homo sapiens* in der Lage, die Gestalt, das Ausmaß und den Wert der Artenvielfalt auf der Erde zu erkennen. Und wir haben nicht nur ein eigenes Interesse, sondern auch die Verantwortung, sie hochzuschätzen.

(LEAKEY & LEWIN 1996: Die sechste Auslöschung)



## DANKSAGUNG

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. W. Maier für die Überlassung und Betreuung des für mich sehr interessanten Themas, die Freiheiten, die er mir bei der Anfertigung der Arbeit zugestand sowie seine Ermunterung und Unterstützung im Vorfeld, die mich zusätzlich ermutigten, dieses Projekt in Angriff zu nehmen und zu verwirklichen. Dadurch ergab sich für mich die großartige Gelegenheit, freilebende Primaten in ihrem natürlichen Habitat zu studieren und darüber hinaus im Rahmen des zweijährigen Auslandsaufenthaltes auch sehr viel 'für's Leben' zu lernen.

Des weiteren möchte ich mich bei meinem Supervisor Dr. J. Sugardjito für die Betreuung in Indonesien und Dr. Boeadi für die Vermittlung erster Kontakte bedanken. Dem Indonesischen Institut für Wissenschaft (LIPI), der Indonesischen Naturschutzbehörde (PHPA), dem Management des West-Bali-Nationalparks und des Botanischen Gartens Bedugul danke ich für die Erteilung der Forschungsgeheimigung und damit der Möglichkeit, diese Studie im West-Bali-Nationalpark durchzuführen. Besonderer Dank gebührt meinen beiden balinesischen Feldassistenten Putu Yasa und Pak Sukarto für das angenehme Arbeitsklima, die gute Zusammenarbeit, ihre Aufgeschlossenheit und Hilfsbereitschaft. Pak Tri, stellvertretender Parkmanager, zeigte großes Interesse an meiner Arbeit und war stets für ein Gespräch bereit. Hierfür sowie vor allem für seinen persönlichen Einsatz, gewissen Mißständen wie der Wilderei im Park entgegenzutreten, möchte ich ihm an dieser Stelle herzlich danken. Auch vielen anderen Angestellten des Parks sei für ihre Kooperationsbereitschaft und Freundlichkeit gedankt.

Ismail A. Rachman, Herbarium Bogoriense Bogor, half bei der Identifikation der Pflanzenspezies. Ohne seine Unterstützung wäre dies wesentlich mühsamer und zeitaufwendiger gewesen.

Dr. David Chivers und seiner Arbeitsgruppe in Cambridge danke ich für ihre Diskussionsbereitschaft und Aufgeschlossenheit gegenüber methodischen Fragen.

Bei PD Dr. Birgitt Schönfish und Prof. Dr. Johannes Müller möchte ich mich für die Beratung in statistischen Fragen bedanken.

Dr. Klaus Eisler danke ich für seine große Hilfsbereitschaft beim Ausdruck der Arbeit.

Großer Dank richtet sich natürlich an meine Familie, die mir stets zur Seite stand, mich ermunterte und ehrliches Interesse zeigte. Besonders meiner Mutter möchte ich für die vielfältige Unterstützung während der Zeit der Promotion herzlich danken. Sie und mein leider allzu früh verstorbener Vater haben mir die Grundlagen für alles mitgegeben, was ich bisher im Leben erreicht habe.

Michael Forster organisierte erhebliche Mengen an diversem, für die praktische Durchführung der Feldstudie unentbehrlichem Material. Für diese großzügige Bereitstellung möchte ich ihm meinen besonderen Dank aussprechen.

Während des Auslandsaufenthaltes erhielten wir Besuch von unseren Familien und zahlreichen Freunden. Ihnen allen danke ich ganz herzlich für die schönen Stunden, ihr Interesse und ihre ermunternde Teilnahme sowie die zahlreichen 'Mitbringsel' aus der Heimat.

Nicht vergessen möchte ich auch die vielen Balinesen, die wir im Laufe des Auslandsaufenthaltes kennengelernt haben und die uns stets mit Freundlichkeit und Hilfsbereitschaft begegnet sind.

Mein größter, ganz persönlicher Dank gilt meinem Freund Bernhard Forster, der ungeachtet aller Vernunft seine 'Zelte' in Deutschland abbrach, um mich nach Indonesien zu begleiten, mir dort sowie im weiteren Verlauf der Promotion durch seine tatkräftige Unterstützung, praktische und technische Begabung, wertvollen Ideen und nicht zuletzt ausgezeichneten Computerkenntnisse hilfreich zur Seite stand und mich auch während meiner kleineren und größeren Krisen stets tapfer ertragen hat. Ohne sein Verständnis und seine Geduld wäre die Arbeit in dieser Form nicht zustande gekommen.

Diese Arbeit wurde durch ein Promotionsstipendium der Landesgraduiertenförderung Baden-Württemberg sowie durch Zuschüsse der EMILIE-PORZER-STIFTUNG, der Schutzorganisation PRIMATE CONSERVATION INC., des CHRISTIAN-VOGEL-FONDS der Gesellschaft für Primatologie und des Lehrstuhls Spezielle Zoologie der Universität Tübingen finanziert. Herzlichen Dank!



## INHALTSVERZEICHNIS

1	Einleitung.....	1
1.1	Feldforschung an Schlank- und Stummelaffen.....	1
1.2	<i>Trachypithecus auratus</i> .....	3
1.3	Ziel der Arbeit .....	5
2	Methoden und Studiengruppen .....	6
2.1	Zeitplan.....	6
2.2	Methoden.....	7
2.3	Die Studiengruppen .....	10
3	Das Untersuchungsgebiet.....	12
3.1	Lage, Größe und Topographie .....	12
3.2	Klima .....	14
3.2.1	Material und Methoden .....	15
3.2.2	Ergebnisse.....	16
3.2.2.1	Niederschlag .....	16
3.2.2.2	Temperatur.....	18
3.2.2.3	Relative Luftfeuchtigkeit.....	19
3.2.2.4	Ökologisches Klimadiagramm.....	19
3.3	Vegetation des Habitats .....	21
3.3.1	Vegetationsanalyse.....	21
3.3.1.1	Material und Methoden .....	21
3.3.1.1.1	Material .....	21
3.3.1.1.2	Flächenform und Minimalareal .....	21
3.3.1.1.3	Erhobene Datensätze .....	23
3.3.1.1.4	Auswertung .....	24
3.3.1.2	Ergebnisse .....	27
3.3.1.2.1	Die Struktur des Waldes .....	27
3.3.1.2.2	Floristische Zusammensetzung.....	32
3.3.1.2.2.1	Artenliste .....	32
3.3.1.2.2.2	Beschreibung der 27 Baumarten.....	34
3.3.1.2.2.3	Importanzwerte.....	36
3.3.2	Pflanzenphänologie .....	46
3.3.2.1	Material und Methoden .....	46
3.3.2.1.1	Material .....	46
3.3.2.1.2	Auswahl der Stichprobe .....	46
3.3.2.1.3	Erhobene Datensätze .....	48
3.3.2.1.4	Auswertung .....	48

3.3.2.2 Ergebnisse .....	49
3.3.2.2.1 Phänologie ausgewählter Arten .....	49
3.3.2.2.2 Gesamtphänologie.....	53
3.3.3 Zusammenfassung .....	55
3.4 Vergleich zu anderen Habitaten .....	57
4 Die Verhaltensökologie von <i>Trachypithecus auratus</i> .....	59
4.1 Soziale Organisation, Gruppendynamik und Populationsdichte.....	59
4.1.1 Einleitung.....	59
4.1.2 Material und Methoden .....	61
4.1.2.1 Material .....	61
4.1.2.2 Methoden .....	61
4.1.3 Ergebnisse.....	63
4.1.3.1 Soziale Organisation: Gruppengröße und Zusammensetzung.....	63
4.1.3.2 Gruppendynamik .....	64
4.1.3.3 Populationsdichte .....	70
4.1.4 Diskussion .....	71
4.1.4.1 Gruppengröße und Zusammensetzung.....	71
4.1.4.2 Transfer.....	75
4.1.4.3 Populationsdichte .....	79
4.1.5 Zwischenergebnis.....	82
4.2 Aktivitätsrhythmen.....	83
4.2.1 Einleitung.....	83
4.2.2 Methoden .....	85
4.2.3 Ergebnisse.....	87
4.2.3.1 Jahreswerte.....	87
4.2.3.2 Monatliche Variation .....	89
4.2.3.3 Tagesrhythmen .....	92
4.2.3.4 Geschlechts- und altersspezifische Unterschiede.....	95
4.2.4 Diskussion .....	98
4.2.5 Zwischenergebnis.....	105
4.3 Nahrungsökologie .....	106
4.3.1 Einleitung.....	106
4.3.2 Methoden .....	109
4.3.3 Ergebnisse.....	111
4.3.3.1 Nahrungsbestandteile.....	111
4.3.3.2 Genutzte Pflanzenarten .....	113
4.3.3.2.1 Nahrungsliste .....	113
4.3.3.2.2 Die zehn am häufigsten genutzten Pflanzenarten.....	117



4.3.3.2.3	Selektivitätswerte.....	121
4.3.3.3	Monatliche Variation in der Ernährung .....	125
4.3.3.3.1	Zusammensetzung .....	125
4.3.3.3.2	Diversität .....	130
4.3.3.3.3	Die Auswahl der Nahrung in Relation zu ihrer Verfügbarkeit.....	131
4.3.3.4	Ernährungsweise und Aktivität.....	136
4.3.3.4	Geschlechtsspezifische Unterschiede in der Ernährung .....	137
4.3.4	Diskussion .....	139
4.3.4.1	Nahrungszusammensetzung .....	139
4.3.4.2	Saisonale Variation - gibt es einen Nahrungsengpaß? .....	150
4.3.4.3	Fazit .....	151
4.3.5	Zwischenergebnis.....	152
4.4	Nutzung des Habitats.....	153
4.4.1	Einleitung.....	153
4.4.2	Material und Methoden .....	154
4.4.2.1	Material .....	154
4.4.2.2	Methoden .....	154
4.4.3	Ergebnisse.....	156
4.4.3.1	Lage und Größe des Wohngebietes.....	156
4.4.3.2	Nutzung.....	158
4.4.3.2.1	Flächen .....	158
4.4.3.2.2	Monatliche Variation in der Nutzung der Planquadrate .....	162
4.4.3.2.3	Vertikale Nutzung des Waldes .....	168
4.4.3.3	Wanderverhalten .....	169
4.4.3.3.1	Tagesstrecken.....	169
4.4.3.3.2	Lokomotion.....	173
4.4.3.3.3	Gruppenführung .....	173
4.4.3.4	Überlappung mit Nachbargebieten.....	174
4.4.4	Diskussion .....	176
4.4.5	Zwischenergebnis.....	180
4.5	Sozialverhalten .....	182
4.5.1	Einleitung.....	182
4.5.2	Material und Methoden .....	183
4.5.2.1	Material .....	183
4.5.2.2	Methoden .....	183
4.5.3	Ergebnisse.....	184
4.5.3.1	Akustische Kommunikation.....	184
4.5.3.2	Verhalten innerhalb der Gruppe .....	187

4.5.3.2.1 Weibchen .....	187
4.5.3.2.2 Männchen .....	193
4.5.3.3 Verhalten gegenüber gruppenfremden Individuen .....	196
4.5.3.3.1 Eintritte 'neuer' Weibchen .....	196
4.5.3.3.2 Verhalten gegenüber solitären Männchen .....	197
4.5.3.3.3 Kontakte mit anderen Gruppen .....	197
4.5.4 Diskussion .....	202
4.5.4.1 Beziehungen in der Gruppe .....	202
4.5.4.2 Verhalten zwischen den Gruppen .....	206
4.5.4.3 Infantizid.....	208
4.5.5 Zwischenergebnis.....	209
5 Zusammenfassung .....	211
Literaturverzeichnis .....	215
Anhang .....	231

**ABBILDUNGSVERZEICHNIS**

Abb. 1.1:	<i>Trachypithecus auratus</i> .....	4
Abb. 2.1:	Untersuchungszeitplan.....	6
Abb. 3.1:	Lage des West-Bali-Nationalparks.....	12
Abb. 3.2:	Geographische Lage und Topographie des Untersuchungsgebietes.....	13
Abb. 3.3:	Klimatische Einteilung des Indonesischen Archipels .....	15
Abb. 3.4:	Monatliche Verteilung der Niederschläge.....	17
Abb. 3.5:	Verlauf der monatlichen Maxima und Minima der Lufttemperaturen. ....	18
Abb. 3.6:	Verlauf der mittleren monatlichen Luftfeuchtwerte.....	19
Abb. 3.7:	Ökologisches Klimadiagramm. ....	20
Abb. 3.8:	Lage und Form der botanischen Aufnahme­flächen im Untersuchungsgebiet.....	22
Abb. 3.9:	Prozentuale Verteilung der 809 Bäume (UBH $\geq$ 30 cm) nach ihrem Stamm­umfang auf 10cm-Klassen.....	27
Abb. 3.10:	Prozentuale Verteilung der 809 Bäume (UBH $\geq$ 30 cm) auf 1m-Höhenklassen .....	28
Abb. 3.11:	Prozentuale Verteilung der 809 Bäume (UBH $\geq$ 30 cm) nach ihrem Kronen­durchmesser auf 1m-Klassen. ....	28
Abb. 3.12:	Die Waldstruktur im Untersuchungsgebiet. ....	29
Abb. 3.13:	Prozentuale Verteilung der in Wohngebiet A bzw. B vermessenen Bäume (UBH $\geq$ 30 cm) nach ihrem Stammumfang auf 10cm-Klassen.....	31
Abb. 3.14:	Prozentuale Verteilung der in Wohngebiet A bzw. B vermessenen Bäume (UBH $\geq$ 30 cm) auf 1m-Höhenklassen.....	31
Abb. 3.15:	Art-Arealkurve für die durch die zehn 'Plots' erfaßten 27 Baumarten. ....	33
Abb. 3.16:	Phänophasendiagramme von 15 Holzpflanzenarten .....	50
Abb. 3.17:	Jahreszeitliches Gesamtangebot an Blättern. ....	53
Abb. 3.18:	Der Wald im Untersuchungsgebiet während der Regenzeit und der Trockenzeit.....	54
Abb. 3.19:	Jahreszeitliches Gesamtangebot an Blüten und Früchten.....	54
Abb. 4.1:	Lage und Parameter der auf der Halbinsel Prapat Agung durchgeführten Transekte.....	62
Abb. 4.2:	Veränderung der Zusammensetzung der Studiengruppen im Laufe des Beobachtungszeitraumes.....	65
Abb. 4.3:	Totgebissenes Neugeborenes aus Gruppe A.....	68
Abb. 4.4:	Prozentualer Anteil der verschiedenen Verhaltenskategorien am Gesamtbudget der Studiengruppen. ....	87
Abb. 4.5:	Monatliche Variation der prozentualen Zusammensetzung des Aktivitätsbudgets der Studiengruppen.....	89

---

Abb. 4.6:	Tageszeitliche Verteilung der prozentualen Anteile der verschiedenen Verhaltenskategorien am Gesamtbudget von Gruppe A.....	92
Abb. 4.7:	Tageszeitliche Verteilung der Nahrungsaufnahme bzw. des Ruheverhaltens von Gruppe A in der Regen- und Trockenzeit. ....	94
Abb. 4.8:	Aktivitätsbudgets der Erwachsenen und Jungtiere aus Gruppe A.....	95
Abb. 4.9:	Aktivitätsbudgets der Erwachsenen aus Gruppe B.....	97
Abb. 4.10:	Prozentualer Anteil verschiedener Bestandteile am Gesamtnahrungsverhalten.....	111
Abb. 4.11:	Die zehn am häufigsten von Gruppe A genutzten Futterpflanzenarten und deren Bestandteile. ....	118
Abb. 4.12:	Die zehn am häufigsten von Gruppe B genutzten Futterpflanzenarten und deren Bestandteile. ....	120
Abb. 4.13:	Selektivitätswerte der von Gruppe A bzw. B genutzten 'Plot'-Baumarten in der Reihenfolge ihres im jeweiligen Wohngebiet ermittelten IP-KV.....	122
Abb. 4.14:	Monatliche Variation in der prozentualen Zusammensetzung des Nahrungsbudgets. ....	126
Abb. 4.15:	Diversitätsindex und Anzahl der pro Monat genutzten Futterpflanzenarten.....	131
Abb. 4.16:	Gruppe A: Nutzung der zehn wichtigsten Futterpflanzen in Relation zur Verfügbarkeit.....	134
Abb. 4.17:	Gruppe B: Nutzung der zehn wichtigsten Futterpflanzen in Relation zur Verfügbarkeit.....	135
Abb. 4.18:	Prozentuale Verteilung der männlichen bzw. weiblichen Nahrungsaufnahme auf die verschiedenen Bestandteile.....	138
Abb. 4.19:	Gruppe A: Prozentuale Verteilung der männlichen bzw. weiblichen Nahrungsaufnahme auf die verschiedenen Bestandteile. ....	139
Abb. 4.20:	Prozentualer Anteil der Frugivorie am monatlichen Gesamtnahrungsverhalten beider Studiengruppen.....	141
Abb. 4.21:	Lage, Größe und Nutzungshäufigkeit der Wohngebiete beider Studiengruppen. ....	157
Abb. 4.22:	Kumulative Anzahl genutzter 25x25m-Quadrate im Laufe der Beobachtungszeit.....	158
Abb. 4.23:	Dicke Äste waren begehrte Ruheplätze. ....	159
Abb. 4.24:	Anzahl der von den Studiengruppen pro 'scan' besetzten Quadrate.....	161
Abb. 4.25:	Monatliche Variation in der Nutzung der Quadrate beider Studiengruppen.....	162
Abb. 4.26:	Gruppe A: Monatliche Variation in der Nutzung des Wohngebietes.....	165
Abb. 4.27:	Gruppe B: Monatliche Variation in der Nutzung des Wohngebietes.....	166
Abb. 4.28:	Prozentuale Verteilung der IAE beider Studiengruppen auf die drei Höhenklassen.....	168
Abb. 4.29:	Monatliche Variation der von den Studiengruppen im Mittel pro Tag zurückgelegten Strecke. ....	170
Abb. 4.30:	Überlappung der Wohngebiete der im Untersuchungsgebiet vorhandenen Langengruppen.....	175

Abb. 4.31: Sonogramm eines Huplautes eines adulten <i>T. auratus</i> - Männchens. ....	185
Abb. 4.32: Sonogramme zweier Keckerlaute eines adulten <i>T. auratus</i> - Männchens. ....	186
Abb. 4.33: Prozentualer Anteil der verschiedenen sozialen Verhaltensweisen am Gesamtaktivitätsbudget der Weibchen aus Gruppe A und B. ....	187
Abb. 4.34: Kontext des aggressiven Verhaltens der Weibchen beider Studiengruppen. ....	190
Abb. 4.35: Anzahl der im Beobachtungszeitraum registrierten Kopulationen sowie Kopulationsstörungen in den Studiengruppen.....	192
Abb. 4.36: Prozentualer Anteil der verschiedenen sozialen Verhaltensweisen am Gesamtaktivitätsbudget der Männchen aus Gruppe A und B.....	193



**TABELLENVERZEICHNIS**

Tab. 2.1:	Zusammensetzung der Studiengruppen im Juli 1999.....	10
Tab. 3.1:	Abmessungen der botanischen Aufnahmeflächen.....	22
Tab. 3.2:	Charakterisierung der Waldstruktur in Wohngebiet A und B bzw. des Gesamtgebietes.....	30
Tab. 3.3:	Liste der auf den zehn Untersuchungsflächen vorgefundenen 27 Baumarten.....	32
Tab. 3.4:	Weitere Holzpflanzenarten im Untersuchungsgebiet.....	34
Tab. 3.5:	Metrische Daten der 27 Baumarten .....	35
Tab. 3.6:	Absolute und relative Importanzwerte der 27 Baumarten.. .....	37
Tab. 3.7:	Importanzwerte der 15 Familien.....	41
Tab. 3.8:	Relative Importanzwerte der Baumarten in Wohngebiet A und B.....	44
Tab. 3.9:	Liste der in der Phänologiestichprobe vertretenen 44 Holzpflanzenarten.....	47
Tab. 3.10:	Vergleich der Habitate, in denen <i>Trachypithecus auratus</i> bisher untersucht wurde.....	58
Tab. 4.1:	Zusammensetzung der Studiengruppen zu Beginn und am Ende der systematischen Datenaufnahme.....	63
Tab. 4.2:	Zusammensetzung weiterer Gruppen im Studiengebiet.....	64
Tab. 4.3:	Zusammensetzung der Studiengruppen vor und nach dem Umbruch.....	66
Tab. 4.4:	Geburten in den Studiengruppen.....	70
Tab. 4.5:	Häufigkeit des Auftretens von Langurengruppen auf den verschiedenen Transekten.....	70
Tab. 4.6:	Gruppengrößen reproduktiver Einheiten und Vorkommen solitärer Männchen bzw. Junggesellenbanden bei verschiedenen <i>Trachypithecus</i> -Arten.....	71
Tab. 4.7:	Populationsdichten verschiedener <i>Trachypithecus</i> -Arten.....	80
Tab. 4.8:	Verhaltenskategorien zur Berechnung des Aktivitätsbudgets.....	85
Tab. 4.9:	Test auf signifikante Schwankungen der monatlichen Variation des Zeitaufwandes für die neun Verhaltenskategorien bei Gruppe A und B.. .....	90
Tab. 4.10:	Multiple Vergleiche unabhängiger Stichproben nach NEMENYI: Test auf signifikante Unterschiede zwischen den drei Alters- bzw. Geschlechtsklassen von Gruppe B in der Verteilung der IAE auf die entsprechenden Verhaltenskategorien.....	97
Tab. 4.11:	Aktivitätsbudgets verschiedener Colobinen-Arten.. .....	98
Tab. 4.12:	Liste der von Gruppe A genutzten Nahrungspflanzenarten und -bestandteile.....	114
Tab. 4.13:	Liste der von Gruppe B genutzten Nahrungspflanzenarten und -bestandteile.....	115
Tab. 4.14:	Anteil der zehn am häufigsten von Gruppe B genutzten Futterpflanzenarten und ihrer Teile am jeweiligen Gesamtnährungsverhalten.....	118

Tab. 4.15: Anteil der zehn am häufigsten von Gruppe B genutzten Futterpflanzenarten und ihrer Teile am jeweiligen Gesamtnahrungsverhalten. ....	120
Tab. 4.16: Saisonale Selektivitätswerte von Gruppe A.....	124
Tab. 4.17: Saisonale Selektivitätswerte von Gruppe B.....	124
Tab. 4.18: Die von Gruppe A fünf am häufigsten genutzten Futterarten pro Monat.....	127
Tab. 4.19: Die von Gruppe B fünf am häufigsten genutzten Futterarten pro Monat.....	128
Tab. 4.20: Nahrungsökologie verschiedener asiatischer Colobinae.....	139
Tab. 4.21: Begriffssystem zur Kennzeichnung des Standortes einer Tierart im Ökosystem. ....	153



## VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN

AF	Adultes Weibchen
AM	Adultes Männchen
BH	Baumhöhe
DBH	Durchmesser in Brusthöhe
F	Weibchen
HR	'home-range' (Wohngebiet)
I1	Infans 1
I2	Infans 2
IAE	Individuelle Aktivitätseinheit
INAE	Individuelle Nahrungsaufnahme-Einheit
IP	'Importance Percentage'
IP-KV	'Importance Percentage' basierend auf dem Kronenvolumen
IRE	Individuelle Ruhe-Einheit
KD	Horizontaler Kronendurchmesser
KF	Kronenfläche
KH	Kronenhöhe
KV	Kronenvolumen
M	Männchen
n.s.	nicht signifikant
p	Signifikanzniveau
SAF	Subadultes Weibchen
SAM	Subadultes Männchen
SKF	Stammkreisfläche
SSW	Saisonaler Selektivitätswert
SW	Selektivitätswert
UBH	Umfang in Brusthöhe

Die einzelnen Begriffe werden an entsprechender Stelle z.T. näher erläutert werden. Um Verwirrungen zu vermeiden, werden hier lediglich zwei weitere, häufig verwendete Termini definiert:

'scan': Zeitpunkt der Datenaufnahme (s. Kap. 2.2)

'scannen': Verhaltensweise von *Trachypithecus auratus*: 'in die Ferne starren', sich einen Überblick über die Umgebung verschaffen, Beobachten eines weiter entfernten Objektes (s. Anhang II)



# 1 EINLEITUNG

## 1.1 Feldforschung an Schlank- und Stummelaffen

*Trachypithecus auratus* ist ein Vertreter der asiatischen Schlankaffen, die zusammen mit den afrikanischen Stummelaffen die Unterfamilie Colobinae, neben den Cercopithecoidea die zweite rezente Gruppe der Cercopithecoidea oder Geschwänzten Altweltaffen, bilden (GROVES 2001). Im Laufe ihrer bis ins mittlere Miozän zurück reichenden Evolution, besonders aber während des Pliozän und Pleistozän erfuhren die beiden Unterfamilien eine extensive Radiation, indem sie sich räumlich nach Europa und Asien ausbreiteten und verschiedene ökologische Nischen besetzten (BENEFIT 2000; DELSON 1994). Während die Cercopithecoidea im Laufe der Zeit v.a. omnivor-terrestrische Adaptationszonen einnahmen, entwickelten sich die Colobinae zu arboricolen, auf Blattnahrung spezialisierten Herbivoren. Auch heute noch prägen beide Taxa mit zahlreichen Arten das Bild der Primaten der Alten Welt. Die Bezeichnung 'Colobinae' leitet sich von dem griechischen Wort 'kolobos' = 'verstümmelt' ab und bezieht sich auf die bei asiatischen Formen stark reduzierten bzw. bei afrikanischen Vertretern völlig fehlenden Daumen (OATES & DAVIES 1994). Als weitere anatomische Besonderheit verfügen die Colobinae in Anpassung an die Folivorie über einen unter Primaten einmaligen, vergrößerten und komplexen Magen (KUHN 1964; LANGER 1988), hohe, scharfkantige Molarenhöcker und, vermutlich als Adaptation an hohe Kaudrücke, einen breiten Interorbitalabstand. Ein sehr langer Schwanz (worauf der für viele asiatische Arten gebräuchliche, aus dem Sanskrit stammende Begriff 'Languren' zurückzuführen ist, was soviel wie 'langer Schwanz' bedeutet, HRDY 1977) sowie die relativ langen Hintergliedmaßen wiederum weisen auf ihre arboricole Lebensweise hin (OATES & DAVIES 1994).

Während heute über viele Vertreter der Cercopithecoidea zahlreiche Langzeitstudien zu verschiedenen Jahreszeiten und in unterschiedlichen Habitaten vorliegen, ist über die Biologie der Colobinae noch vergleichsweise wenig bekannt. Dies spiegelt sich nicht zuletzt in den kontrovers diskutierten Ansätzen zur Systematik, besonders der asiatischen Formen, wider (s. z.B. DISOTELL 2000; GROVES 2000, 2001). Je nach Autor werden insgesamt fünf bis zwölf Gattungen und 30-58 Arten unterschieden. Erste Freilanduntersuchungen wurden zwar bereits 1928 von MCCANN an Hanumanlanguren (*Semnopithecus entellus*) durchgeführt, doch blieb die Colobinen-Forschung mit wenigen Ausnahmen (z.B. BERNSTEIN 1968; OBOUSSIER & VON MAYDELL 1959; ULLRICH 1961) bis Anfang der 1970er Jahre auf diese Art beschränkt (z.B. JAY 1965; MCCANN 1933; MOHNOT 1968; SUGIYAMA 1964; VOGEL 1971). Dies hat verschiedene Gründe. So spielen Hanumanlanguren z.B. eine wichtige Rolle in der indischen Mythologie und werden - als heilige Affen verehrt - häufig gefüttert. Dadurch sind sie an den Kontakt mit Menschen gewöhnt, was die Feldforschung natürlich wesentlich erleichtert. Zudem bietet die bei vielen Hanuman-Populationen anzutreffende terrestrische Lebensweise meist sehr günstige Beobachtungsbedingungen. Nicht selten werden Freilanduntersuchungen an anderen Colobinen dadurch erschwert, dass sie als Baumbewohner im dichten

Regenwald schlecht zu sehen und zu verfolgen sind. Dementsprechend titulierte COLIN GROVES in dem 1970 von NAPIER & NAPIER herausgegebenen Werk 'Old World Monkeys' die Colobinae als "*The forgotten leaf-eaters...*" (GROVES 1970). In den folgenden zehn Jahren konzentrierte man sich etwas mehr auf die afrikanischen Stummelaffen (z.B. CLUTTON-BROCK 1972; GROVES 1973; MCKEY 1978a; OATES 1974; STRUHSAKER 1975), und ab Mitte der 1980er Jahre wandte man sich weiteren asiatischen Vertretern zu (ASSINK & VAN DIJK 1990; BENNETT 1983; DAVIES 1984; KOOL 1989; MITCHELL 1994; RUHIYAT 1983; STANFORD 1988; YEAGER 1989). 1994 erschien schließlich das erste zusammenfassende Werk über die Ökologie der Colobinae (DAVIES & OATES 1994) und in den jüngsten Studien fanden endlich auch die bisher stark vernachlässigten Stumpfnasenaffen Beachtung (BLEISCH & XIE 1999; KIRKPATRICK 1996; SU et al. 1999). Somit kam es im Laufe der Jahre zwar zu einer bemerkenswerten Ansammlung von Daten, doch reicht der heutige Wissensstand bei weitem noch nicht an die breiten Kenntnisse, die zu den Cercopithecinae vorliegen, heran. Nach wie vor gilt *Semnopithecus entellus* als der am besten studierte Vertreter. Im Jahre 2000, 30 Jahre nach GROVES' Titulierung, bemerkten JOLLY und WHITEHEAD daher zum Stand der Colobinen-Forschung: "*...it is still the case that the colobines, and especially those of tropical Asia, are less well known than the cercopithecines.*" (JOLLY & WHITEHEAD 2000: 21).

Ein Ausgleich dieses Defizits erscheint notwendig. Die Kenntnisse zur Lebensweise vieler Schlank- und Stummelaffenarten beruhen meist auf nur einer bzw. wenigen, oft kurzfristigen Feldstudien in einem bestimmten Habitat. Weitere Untersuchungen könnten einen tieferen Einblick in die Zusammenhänge zwischen ökologischen Faktoren und der Verhaltensbiologie einer Spezies geben. Zudem ließen sich mittels einer größeren Datenmenge sowohl intra- bzw. interspezifische als auch Vergleiche auf höheren taxonomischen Ebenen anstellen, wodurch wiederum wertvolle Erkenntnisse zur Klärung phylogenetischer Beziehungen gewonnen werden können. Schließlich muß heute natürlich mehr denn je auch an die Arterhaltung gedacht werden. Die Rote Liste 2002 der IUCN führt u.a. 36 Colobinenspezies auf, wovon die meisten (26) in die Kategorien 'Endangered' und 'Vulnerable' fallen bzw. als unzureichend untersucht, weitere vier als vom Aussterben bedroht gelten (zur Definition der Kategorien s. IUCN 2002). Auch hier könnte eine Intensivierung der Feldforschung zusammen mit der bisher geleisteten Arbeit unser Verständnis der Ökologie dieser Primaten vertiefen und somit eine wertvolle Grundlage für den praktischen Artenschutz liefern.

Im Rahmen der oben geschilderten Problematik entstand die vorliegende Dissertation. Aufbauend auf einer im Botanisch-Zoologischen Garten 'Wilhelma' Stuttgart durchgeführten Diplomarbeit (VOGT 1997) befasst sie sich mit der Verhaltensökologie der in Indonesien verbreiteten Schlankaffenart *Trachypithecus auratus*.

## 1.2 *Trachypithecus auratus*

Die Gattung *Trachypithecus* wurde lange Zeit als Subgenus von *Presbytis* angesehen, gilt inzwischen aber als eigenständige Gattung. Hierfür sprechen zum einen bestimmte Unterschiede in Schädelanatomie und Zahnstruktur (TEAFORD 1983; LUCAS & TEAFORD 1994; WEITZEL 1983), die u.a. darauf hinweisen, dass *Trachypithecus* auf eine überwiegend folivore, *Presbytis* dagegen auf eine mehr frugivore Nahrungsaufnahme spezialisiert ist. Erstere besitzen zudem einen größeren Magen (CHIVERS 1994; CHIVERS & HLADIK 1980), was ebenfalls als verstärkte Anpassung an Folivorie gedeutet werden kann. Postcranial zeichnen sich *Trachypithecus*-Arten durch kürzere Hintergliedmaßen und einen kleineren Armradius aus, und zeigen daher im Vergleich zu den grazileren *Presbytis* spp., die als die besseren Springer angesehen werden, eine mehr quadrupede Fortbewegungsweise (FLEAGLE 1978; STRASSER 1992). Die Neugeborenen nahezu aller Colobinae weisen eine von den Adulttieren abweichende, meist sehr auffällige Fellfarbe auf, die sich u.a. als gutes Trennkriterium für die verschiedenen Gattungen bewährt hat (NEWTON & DUNBAR 1994). Dieses Natakleid ist bei *Trachypithecus* goldfarben, während die Neonaten von *Presbytis* weiß oder hellgrau gefärbt sind. Schließlich zeigt *Trachypithecus* eine weitere geographische Verbreitung. Sie reicht von Südwest-Indien und Sri Lanka im Westen über Indochina und die Malayische Halbinsel bis nach Bali und Lombok im Osten. Es werden neun bis 17 Arten unterschieden (s. z.B. GROVES 2001; OATES et al. 1994), darunter der Haubenlangur *Trachypithecus auratus*.

Die Erstbeschreibung dieser Spezies stammt von E. GEOFFROY SAINT-HILAIRE aus dem Jahre 1812 (WEITZEL & GROVES 1985). Ursprünglich als zu der Art *T. cristatus* (RAFFLES 1821) gehörend betrachtet (z.B. NAPIER 1985; POCKOCK 1935), wurde sie von WEITZEL & GROVES (1985) aufgrund signifikanter Unterschiede in der Schädelanatomie in den Artstatus erhoben, was weithin akzeptiert wird (z.B. CORBET & HILL 1992; IUCN 1994; MARYANTO et al. 1997; OATES et al. 1994). ROSENBLUM et al. (1997) allerdings sehen eine Trennung der beiden Formen nicht gegeben. Letztendlich ließe sich diese Frage nur durch das natürliche Experiment der Reproduktion klären, das aufgrund der allopatrischen Verbreitung beider Vertreter in freier Wildbahn nicht erbracht werden kann. Zu Hybridisierungsexperimenten in Gefangenschaft ist nichts bekannt. Der deutsche Ausdruck 'Haubenlangur' bezieht sich sowohl auf *T. auratus* als auch auf *T. cristatus*, wird in der vorliegenden Arbeit jedoch ausschließlich für erstere verwendet. Diesen Namen haben die Tiere wohl ihrer 'Friseur' zu verdanken (siehe Abb. 1.1).

*T. auratus* besitzt in der Regel ein schwarzes Haarkleid, doch treten in Ost-Java auch polymorphe Populationen auf, die neben normal gefärbten Tiere rötliche bis rötlich-braune Exemplare enthalten (NIJMAN 2000). Daten zu Körpergröße und Gewicht liegen nicht vor, doch dürften ausgewachsene *T. auratus* - Männchen etwas größer und schwerer als *T. cristatus* - Männchen sein, die eine durchschnittliche Kopf-Rumpflänge von 571 mm (465 - 650 mm) aufweisen (NAPIER 1985) und im Schnitt 6,61 kg wiegen (FLEAGLE 1999). Der Sexualdimorphismus ist ausgeprägt. So sind Hau-

benlanguren-Weibchen kleiner und leichter als die Männchen und besitzen kürzere Canini. Sie weisen eine depigmentierte, cremefarbene Hautpartie in der Beckenregion auf, anhand derer sie - bei entsprechender Körperstellung - auch aus größerer Entfernung von den Männchen unterschieden werden können.



Abb. 1.1: *Trachypithecus auratus*. Das Kopfhaar dieses Männchens läßt ahnen, woher die deutsche Bezeichnung 'Haubenlangur' stammt.

*T. auratus* kommt auf Java, Bali und Lombok vor und besiedelt die verschiedensten Waldtypen in Höhen bis zu 3500 Metern (NIJMAN 2000; WEITZEL & GROVES 1985). Die Art ist der einzige Vertreter der Colobinae, der auch östlich der Wallace-Linie auftritt. Diese nach ihrem Entdecker A. R. WALLACE benannte Faunenverbreitungsgrenze verläuft zwischen Bali und Lombok bzw. Borneo und Sulawesi, und markiert die östlichste Ausdehnung der asiatischen Fauna (WALLACE 1860, 1869). Vermutlich wurde *T. auratus* von balinesischen Rajahs nach Lombok gebracht (HARTERT 1896), doch ist nicht auszuschließen, dass die Spezies auf natürlichem Wege, z.B. per Treibgut, auf die Insel gelangte (EUDEY 1987; NIJMAN 2000).

Taxonomisch wird *Trachypithecus auratus* gewöhnlich in drei rezente Unterarten eingeteilt (WEITZEL & GROVES 1985; WEITZEL et al. 1988): *T. a. sondaicus* (ROBINSON u. KLOSS 1919) aus West- und Zentral-Java, *T. a. auratus* (HORSFIELD 1824) aus Ost-Java (die größten Schlankaffen Indonesiens) und *T. a. kohlbruggei* (SODY 1931) aus Bali und Lombok. Es gibt jedoch auch davon abweichende Ansichten. So analysierten ROSENBLUM et al. (1997) u.a. mitochondriale DNS von insgesamt 25 *T. auratus* - Individuen aus West-, Zentral- und Ost-Java. Ihren Ergebnissen zufolge scheint die v.a. auf morphologischen Merkmalen basierende Aufspaltung nach WEITZEL & GROVES (1985) in zwei Unterarten auf molekulargenetischer Ebene nicht nachvollziehbar zu sein. Bei BRANDON-JONES (1995) findet man ebenfalls eine andere Nomenklatur. Er bezeichnet die west-

und zentraljavanesischen Formen als *Semnopithecus (Trachypithecus) auratus mauritius* und fasst die in Ost-Java, Bali und Lombok verbreiteten Haubenlanguren zu einer zweiten Subspezies, *S. (T.) a. auratus* zusammen. Hier spiegelt sich die oben bereits erwähnte Problematik der taxonomischen Klassifikation asiatischer Schlankaffen wider. In der vorliegenden Arbeit wird die Einteilung nach WEITZEL & GROVES (1985) beibehalten.

### 1.3 Ziel der Arbeit

Bisher wurden zwei Feldstudien an *T. a. sondaicus* in West-Java durchgeführt (BECKWITH 1995; KOOL 1989), wohingegen zur Öko-Ethologie der beiden anderen Unterarten noch keine Daten aus Freilanduntersuchungen existieren. Aufgrund klimatischer Gegebenheiten unterscheiden sich die Habitate in Ost-Java, Bali und Lombok z.T. jedoch erheblich von den in West-Java vorzufindenden Vegetationstypen, so dass es sich anbot, *Trachypithecus auratus* in einem der östlicher gelegenen Gebiete zu untersuchen. Neben dem generellen Ziel, etwas zur Erweiterung des aktuellen Wissensstandes zur Biologie asiatischer Schlankaffen beizutragen, ist das Hauptanliegen dieser Arbeit darin zu sehen, die verhaltensökologischen Basisdaten zu liefern, die den Vergleich innerartlicher Anpassungen an die verschiedenen Habitate ermöglichen. Die Daten wurden in einer 19-monatigen Feldphase an *T. a. kohlbbruggei* im West-Bali-Nationalpark erhoben. Es wurden folgende Gesichtspunkte bearbeitet:

1. Die ökologischen Rahmenbedingungen des Lebensraumes der Languren wurden untersucht. Dazu wurden einerseits Lage, Topographie und die klimatischen Verhältnisse des Studiengebietes erfasst, andererseits eine detaillierte Vegetationsanalyse zur Bestimmung der Waldstruktur und floristischen Komposition vorgenommen. Zudem wurde über einen Zeitraum von zwölf Monaten die Pflanzenphänologie, d.h. jahreszeitlich bedingte Unterschiede in der Blatt-, Blüten- und Fruchtproduktion verschiedener Baum-, Strauch- und Lianenarten ermittelt.
2. Die Verhaltensökologie von *T. auratus* wurde untersucht, indem zwei Languren-Gruppen habituiert und über einen Zeitraum von zwölf Monaten beobachtet wurden. Dabei wurden die Größe und Nutzung der Wohngebiete, die Aktivitätsrhythmen sowie die Nahrungsökologie der Languren erfasst.
3. Die soziale Organisationsform der Haubenlanguren wurde analysiert und vor dem Hintergrund aktueller Erklärungsansätze zur Entstehung der verschiedenen Sozialsysteme bei Primaten erörtert.
4. Das Sozialverhalten innerhalb einer Gruppe als auch zwischen fremden Gruppen wurde dokumentiert.
5. Anhand von Zählungen wurde die Populationsdichte von *Trachypithecus auratus* im West-Bali-Nationalpark ermittelt und eine Einschätzung des Gefährdungsstatus vorgenommen.

## 2 METHODEN UND STUDIENGRUPPEN

### 2.1 Zeitplan

Die Feldstudie wurde im Zeitraum von Dezember 1998 bis einschließlich Juni 2000 durchgeführt und setzte sich aus einer siebenmonatigen Einarbeitungsphase und einer zwölfmonatigen Hauptstudienphase zusammen (siehe Abb. 2.1). Während der Einarbeitung wurden vor allem vorbereitende Tätigkeiten wie Auswahl, Vermessung und Kartierung des Untersuchungsgebietes, sowie Auswahl und Gewöhnung der beiden Langengruppen geleistet. Ende Juni 1999 waren bis auf die Habituation von Gruppe B (s. 2.2) sämtliche Vorarbeiten abgeschlossen, so dass mit der Hauptstudienphase begonnen werden konnte. In diesem zweiten Abschnitt wurde nach einem sich monatlich wiederholenden Arbeitsschema vorgegangen. Dabei entfielen jeweils zehn Tage auf die Aufnahme verhaltensökologischer und drei Tage auf die Erhebung phänologischer Daten. An den restlichen Tagen eines jeden Monats wurden die Vegetationsanalyse fortgesetzt und Zählungen zur Populationsdichte vorgenommen.

Abbildung 2.1 gibt einen Überblick über die Ausführung der verschiedenen Tätigkeiten während des Untersuchungszeitraumes.

TÄTIGKEIT	☞	1999												2000					
	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J
Auswahl des Studiengebietes	■	■																	
Auswahl der Studiengruppen		■	■		■														
Habituation der Studiengruppen			■	■	■	■	■	■											
Vermessung der Wohngebiete				■	■	■	■												
Kartierung der Wohngebiete				■	■	■	■												
Vegetationsanalyse					■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■			
Phänologie								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Verhaltensökolog. Datenaufnahme								■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Zählungen zur Populationsdichte									■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Erhebung von Klimadaten		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
		EINARBEITUNG						HAUPTSTUDIENPHASE											

Abb. 2.1: Untersuchungszeitplan.

Nach zwölf Monaten intensiver Feldarbeit war eine Rekreation der Beobachterin dringend erforderlich und es wurde vom 19.12.1999 bis 10.01.2000 eine dreiwöchige Beobachtungspause eingelegt. Während dieser Zeit kam es in Gruppe A zu dramatischen Veränderungen der Gruppenzusammensetzung (siehe 4.1), doch wurde die Fortsetzung der systematischen Datenaufnahme dadurch nicht weiter beeinträchtigt.



## 2.2 Methoden

Die verschiedenen Zielsetzungen der vorliegenden Arbeit erforderten unterschiedliche Datenerhebungstechniken. Aufgrund ihres Umfangs werden die im einzelnen angewandten Methoden erst dort detaillierter beschrieben, wo sie für das Verständnis der präsentierten Ergebnisse notwendig sind. In diesem Abschnitt werden lediglich das der verhaltensökologischen Datenaufnahme zugrunde liegende Hauptelement, das 'scan-sampling', näher erläutert sowie einige allgemeine Vorgehensweisen bei der Durchführung der Feldstudie vorgestellt werden.

Da die Errichtung einer Forschungsstation im Parkgebiet aus logistischen Gründen nicht möglich war, wurde für die Dauer des Forschungsaufenthaltes eine Unterkunft auf dem Gelände der Nationalpark-Verwaltung in Cekik (siehe Kap. 3, Abb. 3.1) bezogen. Die jeweiligen Studienorte im Feld wurden per Motorrad bzw. zu Fuß aufgesucht.

Nachdem innerhalb des Nationalparks ein geeignetes Untersuchungsgebiet gefunden worden war, wurden im Januar 1999 zwei benachbarte Langurengruppen zur näheren Beobachtung bestimmt und habituiert. Diese Entscheidung wurde aus zwei Gründen getroffen: zum einen würden die an zwei Gruppen ermittelten Daten repräsentativer sein als die nur *einer* Fallstudie zugrundeliegenden Ergebnisse (wie sich nachträglich auch herausstellte, hätte die Beobachtung von nur einer Gruppe zu einer etwas anderen Interpretation der Nahrungsökologie geführt), zum anderen sollte im Rahmen dieser Arbeit u.a. das Sozialverhalten bei Gruppenbegegnungen dokumentiert werden, das erwartungsgemäß nur dann natürlich ablaufen würde, wenn beide 'Teilnehmer' habituiert sind. Die Wahl zweier *benachbarter* Gruppen bedeutete ferner eine Arbeitserleichterung bei der Vermessung und vegetationskundlichen Analyse der Wohngebiete. Im Laufe der Einarbeitungsphase entfernte sich eine der beiden Gruppen jedoch immer mehr aus der ursprünglich genutzten Region und mußte schließlich im April 1999 als Studienobjekt aufgegeben werden. Als Ersatz wurde eine dritte, sich im Untersuchungsgebiet aufhaltende Langurengruppe herangezogen, die zwar eine völlig andere Zusammensetzung als die abgewanderte Gruppe aufwies, doch an den 'home-range' der bereits teilhabituerten ersten Gruppe (Gruppe A) angrenzte. Die Ersatzgruppe, die im folgenden als Gruppe B bezeichnet wird, war Ende Juli 1999 vollständig habituiert und konnte damit ab August 1999, also einen Monat später als Gruppe A, zur systematischen Datenaufnahme herangezogen werden.

Die Wohngebiete beider Gruppen wurden vermessen und kartiert. Dazu wurde ein Koordinatensystem eingerichtet, das zum einen die Orientierung und Fortbewegung im Gelände erleichterte, zum anderen eine Bestimmung des jeweiligen Aufenthaltsortes der Languren ermöglichte. Anhand des geschaffenen Koordinatennetzes wurde mit Hilfe des Zeichenprogrammes COREL DRAW 8.0 eine Karte im Maßstab 1 : 1000 angefertigt, in die topographischen Eigenschaften des Studiengebietes sowie weitere markante Anhaltspunkte wie Futterbäume eingetragen wurden.

Die Daten zur Verhaltensökologie der Languren wurden über einen Zeitraum von zwölf (Gruppe A) bzw. elf (Gruppe B) Monaten erhoben. Jeder Gruppe wurde pro Monat an jeweils fünf aufeinanderfolgenden Tagen von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang gefolgt. Dabei wurden Verhaltensprotokolle nach der 'scan-sampling'-Methode (ALTMANN 1974) erstellt. Diese Intervalltechnik hat sich im Feld besonders bewährt und kam in zahlreichen Verhaltensökologischen Freilandstudien erfolgreich zur Anwendung (z.B. BECKWITH 1995; KOOL 1989; STRUHSAKER 1975). Alle zehn Minuten wurden zu den einzelnen Gruppenmitgliedern folgende Datensätze aufgenommen:

- Alters-/Geschlechtsklasse des Individuums (näheres dazu s. 2.3 und Anhang I)
- Aufenthaltsort (d.h. Planquadratnummer, s. Kap. 4.4.) des Individuums im Wohngebiet
- Aktivität: Es wurden insgesamt 34 mit einem Abkürzungscode versehene Verhaltenselemente unterschieden (s. Anhang II). Nahmen die Languren Nahrung zu sich, so wurden die Futterpflanzenart und das verzehrte Teil notiert. Konnte eine Pflanze nicht sofort identifiziert werden, so wurde später eine Probe davon genommen.
- Körperhaltung: Hier wurde zwischen den Positionen Sitzen, Liegen, Stehen und den Lokomotionsformen Gehen (quadruped), Laufen (quadruped), Klettern und Springen unterschieden.
- Substrat: Ast, Stamm, Liane, Strauch, Fels, Boden
- Höhe: null, bis zu fünf, oder mehr als fünf Meter über dem Boden (näheres hierzu s. Kap. 4.3)

Der pro Individuum erhobene Datensatz wird als 'Individuelle Aktivitätseinheit' (IAE) bezeichnet. Bei jedem 10-Minuten-'scan' wurde versucht, möglichst viele Gruppenmitglieder zu erfassen, doch wurde die gesamte Datenaufnahme nach maximal drei Minuten beendet (s. z.B. auch BECKWITH 1995). Trug ein Weibchen zum Zeitpunkt des 'scans' ein Jungtier, so wurde dies mit einem speziellen Code vermerkt (F1 für ein Weibchen mit einem Infans 1, F2 für ein Infans 2). Das Jungtier selber ging dabei mit der Aktivität 'Klammern' (s. Anhang II) in die Datenaufnahme ein.

Um eine langwierige Suche am jeweils ersten 'scan-sampling'-Tag eines Monats zu vermeiden, wurde die entsprechende Gruppe am Tag vorher im Studiengebiet ausfindig gemacht und bis in die späten Abendstunden verfolgt. Sowohl Gruppe A als auch B mußten während des gesamten 'scan-samplings' an nur einem Morgen für längere Zeit gesucht werden. Wurden, was sehr selten der Fall war, die Tiere tagsüber aus den Augen verloren, z.B. weil sie über eine steile Felswand aus oder in einer Schlucht verschwanden, so waren sie in der Regel schnell wieder zu finden und es wurde meist nur ein, jedoch nie mehr als drei aufeinanderfolgende 'scans' verpaßt. Über den gesamten Untersuchungszeitraum ergaben sich für beide Gruppen folgende Datensätze (s. Anhang III): Gruppe A wurde über einen Zeitraum von zwölf Monaten an insgesamt 60 Tagen kontinuierlich beobachtet. Dabei wurden insgesamt 3990 'scans' und 28044 Individuelle Aktivitätseinheiten (IAE) erhoben. Für Gruppe B liegen 55 Beobachtungstage aus elf Monaten, bzw. 3676 'scans' und 21448 IAE vor.

Zusätzlich zu den 'scan'-Notizen wurden den ganzen Tag über mittels der 'ad-libitum'-Technik (ALTMANN 1974) besondere Ereignisse wie z.B. Gruppenbegegnungen dokumentiert. Während des 19-monatigen Untersuchungszeitraumes wurde außerdem ein Feld-Tagebuch geführt, in dem das täglich bewältigte Arbeitspensum festgehalten und besondere Ereignisse vermerkt wurden.

Sämtliche im Feld ermittelten Daten wurden von Hand in vorbereitete Arbeitsblätter eingetragen und später in den Computer eingegeben. Bei starken Regenfällen wurden die 'scan-sampling'-Daten auf ein in einen Plastikbeutel gehülltes Diktiergerät gesprochen. Die erhobenen Datensätze wurden in MICROSOFT ACCESS-Datenbanken und EXCEL-Dateien verwaltet und mit Hilfe der darin integrierten Tabellenkalkulationsprogramme analysiert. Die Ergebnisse wurden in JMP 3.2.5 und SYSTAT 10 für WINDOWS statistisch überprüft. Alle Unterschiede wurden zweiseitig getestet und nur Ergebnisse mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% oder weniger gelten als signifikant. Es kamen hauptsächlich folgende nichtparametrische Tests zur Anwendung (KÖHLER et al. 2002; SACHS 1999; SIEGEL & CASTELLAN 1988):  $\chi^2$ -HOMOGENITÄTS-TEST, MANN-WHITNEY-U-TEST für den Vergleich zweier unabhängiger Stichproben, WILCOXON-TEST für den Vergleich zweier verbundener Stichproben, KRUSKAL-WALLIS-H-TEST für den Vergleich mehrerer unabhängiger Stichproben, multiple Vergleiche unabhängiger Stichproben nach NEMENYI, der SPEARMAN RANGKORRELATIONSKOEFFIZIENT zum Prüfen auf Korrelationen sowie der partielle Rangkorrelationskoeffizient nach KENDALL. Des Weiteren wurden der SHAPIRO-WILK-W-TEST auf Normalverteilung und der ZWEISTICHPROBEN-T-TEST für unabhängige Zufallsstichproben benutzt. Für einen statistischen Vergleich von Unterschieden zwischen den beiden Fokusgruppen wurden stets nur die im selben Zeitraum erhobenen Daten herangezogen (d.h. die Julidaten von Gruppe A nicht berücksichtigt).

Wichtigstes Hilfsmittel bei den Verhaltensbeobachtungen war ein SWAROVSKI SLC 10x42 WB Fernglas. Des Weiteren wurden eine wasserdichte Armbanduhr, ein Klemmbrett, vorgefertigte Protokollbögen, Stifte und ein Diktiergerät (OLYMPUS PEARLCORDER S723) benötigt. Die fotografische Dokumentation erfolgte mittels einer MINOLTA - Spiegelreflexkamera (DYNAX 7000i) mit einem 28 - 70 mm Weitwinkel- und einem 70 - 210 mm Telezoom der Marke SIGMA.

Eine unschätzbare Hilfe bei der Durchführung der Feldstudie waren B. FORSTER sowie die beiden balinesischen Feldassistenten PUTU YASA und PAK SUKARTO. Sie unterstützten mich bei folgenden Tätigkeiten: Vermessung und Kartierung der Wohngebiete, Habituation der Studiengruppen, Instandhaltung der Wege, Aufnahme klimatischer Daten, Einrichtung der botanischen Transekte, Vermessung der Bäume und Sammeln von Pflanzenproben.

## 2.3 Die Studiengruppen

Zu Beginn der systematischen Datenaufnahme im Juli 1999 setzte sich Gruppe A aus einem adulten Männchen, zehn adulten und zwei subadulten Weibchen und sieben Infantes zusammen. Darunter befanden sich sechs Weibchen der Klasse Infans 2 und ein Männchen der Klasse I1. Gruppe B umfaßte ein adultes und ein subadultes Männchen sowie zwei adulte und drei subadulte Weibchen (s. Tab. 2.1; Altersklassifikation s. Anhang I).

Tab. 2.1: Zusammensetzung der Studiengruppen im Juli 1999.

Gruppe	Gesamtanzahl	Adulte		Subadulte		Infantes 2		Infantes 1	
		M	F	M	F	M	F	M	F
A	20	1	10		2		6	1	
B	7	1	2	1	3				

Der Subadulte und die adulten Männchen beider Gruppen konnten anhand verschiedener Merkmale wie z.B. der Körpergröße, Körperhaltung, besonders aber markanter Gesichtszüge und typischer Aktivitäten wie z.B. Wachsamkeitsverhalten, des weiteren anhand des Sammellautes (s. Kap. 4.5), der bei jedem Männchen etwas anders klang, stets individuell erkannt werden.

Die Identifikation der Weibchen, v.a. der subadulten, erwies sich dagegen als wesentlich schwieriger (s. z.B. auch KOOL 1989). In Gruppe B waren generell alle adulten, d.h. auch die im Laufe der Studie neu hinzugekommenen (s. 4.1), sowie eines der von Beginn an anwesenden subadulten Weibchen individuell bekannt. Sie ließen sich mit Hilfe bestimmter auffälliger Kennzeichen wie Abnutzungsgrad der Sitzschwielen, Fellfärbung, Haubenform, Brustwarzenlänge sowie Verletzungsrückständen unterscheiden. Die z.B. in Studien an Hanumanlanguren (z.B. PODZUWEIT 1994) zur Identifikation herangezogene, für Langurenweibchen charakteristische depigmentierte Hautstelle im Beckenbereich erwies sich dagegen als wenig hilfreich, da sie zum einen nur bei entsprechender Beinstellung, und zum anderen im dichten Blattwerk generell schlecht zu sehen war. In Gruppe A waren die subadulten, nicht aber alle der adulten Weibchen individuell bekannt, was z.T. an einem Fehlen hervorstechender Merkmale, aber auch ihrer vergleichsweise hohen Anzahl lag.

Beim 'scan-sampling' konnten adulte und subadulte Weibchen oft, aber nicht immer eindeutig voneinander abgegrenzt werden. Die Zuordnung der Altersklasse fiel v.a. dann schwer, wenn ein Individuum lediglich von hinten oder der Seite zu sehen bzw., wie es z.B. bei Nachzüglerinnen der Fall war, relativ weit entfernt war. Zu den markanten Charakteristika der Subadulten gehörten die knopfartigen Brustwarzen und 'jungen' Gesichter, welche jedoch nur bei Frontalansicht gut zu erkennen waren. Die Körpergröße bzw. -statur hingegen war wenig aussagekräftig, da die subadulten Weibchen beider Gruppen bereits relativ ausgewachsen waren und darin nicht sehr auffällig von den adulten Weibchen abwichen.

Auch die Jungtiere aus Gruppe A waren nicht alle individuell bekannt. In Gruppe B gab es erst gegen Ende der Studie mehrere, d.h. zwei Langurenkinder, die in einem Abstand von ca. zwei Wochen geboren worden und somit anhand der unterschiedlich weit fortgeschrittenen Fellumfärbung leicht auseinander zu halten waren.

Bei entsprechendem Zeitaufwand wäre es sicherlich gelungen, alle Individuen zu identifizieren, doch hätte sich die Studie dann nur auf eine Gruppe konzentrieren können. Vor dem Hintergrund der geschilderten Zielsetzung sowie der zeitlichen Begrenzung des Auslandsaufenthaltes erschien es im Rahmen dieser Arbeit jedoch wichtiger, zwei Gruppen über einen ganzen Jahreszyklus zu beobachten.

### 3 DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

#### 3.1 Lage, Größe und Topographie

Der West-Bali-Nationalpark liegt im Nordwesten der indonesischen Insel Bali (Abb. 3.1). Er wurde 1982 zum Schutz des vom Aussterben bedrohten Bali Stars (*Leucopsar rothschildi*), Balis einziger endemischer Vogelart, gegründet und umfaßt eine Fläche von 190 km<sup>2</sup>. Circa zwei Drittel des Gebietes sind als Schutzzone ausgewiesen, der Rest entfällt auf Straßen, Siedlungen und Nutzholz-Plantagen, worauf hauptsächlich *Tectona grandis* (Teak) und *Dalbergia latifolia* angebaut werden (RKL 1997). An natürlicher Primärvegetation findet man im südlichen Teil des Parks immergrünen Regenwald, während die Halbinsel Prapat Agung im Norden von Mangroven, laubwerfenden Monsoonwäldern und Savannen geprägt wird (WHITTEN et al. 1996). Die höchste Erhebung bildet mit 698 Metern der Mount Klatakan, der von einigen weiteren, nicht mehr aktiven Vulkanen umgeben ist. Zur Säugetierfauna gehören u.a. Schuppentiere (*Manis javanica*), Riesenhörnchen (*Ratufa bicolor*), Stachelschweine (*Hystrix javanica*), Hirschferkel wie der Kleinkantschil (*Tragulus javanica*), Wildschweine (*Sus scrofa*), das Banteng (*Bos javanicus*), Mähnenhirsche (*Cervus timorensis*), Muntjakhirsche (*Muntiacus muntjak*) sowie die beiden Primatenarten *Trachypithecus auratus* und die Langschwanzmakaken *Macaca fascicularis*.

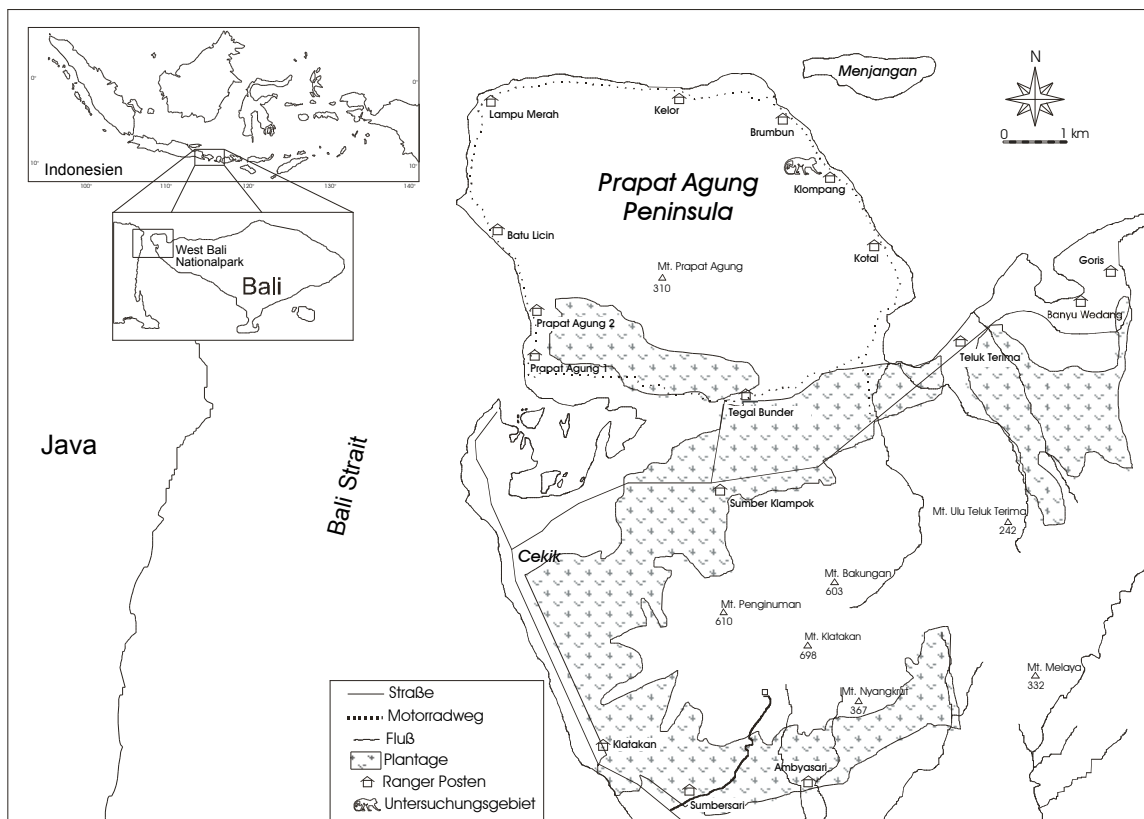


Abb. 3.1: Lage des West-Bali-Nationalparks.

Früher existierten auf Bali auch Großkatzen. Der vermutlich letzte Tiger (*Panthera tigris balica*) wurde 1937 geschossen, es gibt jedoch Hinweise auf einen weiteren Fund aus dem Jahre 1963 (WHITTEN et al. 1996). Ob der Leopard (*Panthera pardus*) im West-Bali-Nationalpark heute noch vorkommt, ist umstritten.

Auf der Suche nach einem geeigneten Untersuchungsgebiet wurden im Dezember 1998 und Januar 1999 verschiedene Teile des Nationalparks erkundet und nach folgenden Kriterien beurteilt: Der künftige Studienort mußte zum einen günstige Beobachtungsbedingungen bieten, was im wesentlichen durch den vorherrschenden Vegetationstyp und die Waldstruktur bestimmt wurde. Zum anderen war die allgemeine Geländebeschaffenheit von Bedeutung. Den Languren sollte möglichst auf direktem Weg ohne Schwierigkeiten in alle Bereiche ihres Wohngebietes gefolgt werden können. Des weiteren wurde auf eine ruhige Lage abseits von Hauptverkehrsstraßen, Touristenpfaden und Plantagen geachtet. Schließlich sollte das Gebiet nicht zu weit vom Wohnort Cekik entfernt sein, um lange Anfahrtswege und -zeiten zu vermeiden.

Es wurde ein ca. 30 ha großes Areal in der Nähe des leer stehenden Ranger Posten Klompang auf der Halbinsel Prapat Agung gewählt (s. Abb. 3.1 und Abb. 3.2). Das Gebiet lag zwischen  $08^{\circ}06'56''$  und  $08^{\circ}07'21''$  südlicher Breite und  $114^{\circ}30'05''$  und  $114^{\circ}30'28''$  östlicher Länge, grenzte an das Meer, die Balisee, und erhob sich landeinwärts mit einer Steigung von ca. sechs Grad. Die höchsten Stellen befanden sich 120 Meter ÜNN. Eine große Schlucht, die zum Meer hin in ein weites Becken auslief, nahm ca. ein Drittel der gesamten Fläche ein. Daneben existierten einige weitere kleine Senken. Während in den Niederungen und deren Randzonen eine geschlossene Waldvegetation vorherrschte, wiesen die höher gelegenen Bereiche eher lockere, z.T. von offenen Grasflächen unterbrochene Baumbestände auf (Abb. 3.2b). Süßwasser führende Bäche oder Flüsse gab es, auch in der Regenzeit, nicht.

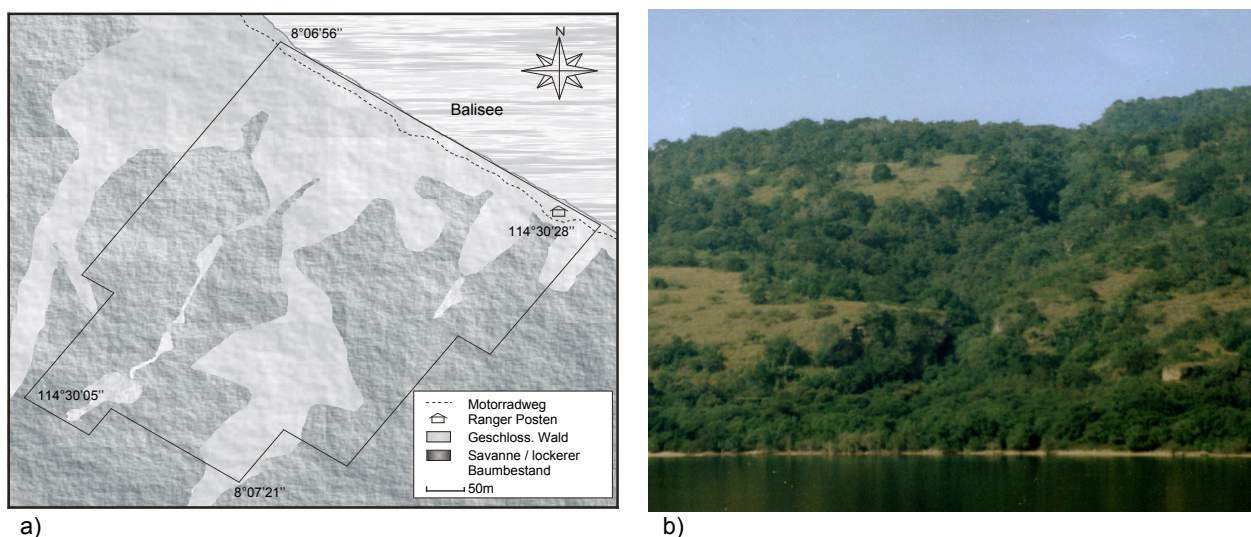


Abb. 3.2: Geographische Lage (a) und Topographie (b) des Untersuchungsgebietes.

### 3.2 Klima

Indonesiens Inselwelt liegt wie das gesamte tropische Asien im Einflußbereich der Monsunwinde, weshalb der dort vorherrschende Klimatyp als tropisches Monsunklima bezeichnet wird (KÖTTER et al. 1979; WHITMORE 1998). Kennzeichnend für tropische Klimate sind zum einen die gleichbleibend hohen Temperaturen. Ein weiterer bedeutender Faktor sind die Niederschläge. Ihre Menge und mehr noch ihre Verteilung über das Jahr hängen mit den Monsunwinden zusammen, einem großräumigen Luftströmungssystem mit einem halbjährlichen Wechsel der Hauptwindrichtung um mindestens 120°, das durch die unterschiedliche Erwärmung von Meer und Land und der damit verbundenen jahreszeitlichen Verlagerung der innertropischen Konvergenzzone entsteht (KÖTTER et al. 1979; WHITMORE 1984). Generell unterscheidet man zwischen einem feuchte Luftmassen bringenden Wintermonsun und einem trockenen Sommermonsun (LOOSE et al. 1997; WHITMORE 1984). Aufgrund der besonderen Lage und Strukturierung Indonesiens lassen sich allerdings keine allgemeinen, für das gesamte Inselreich gültigen Wind- und Wetterverhältnisse definieren. Der stark zersplitterte Archipel wird im Südwesten vom Indischen Ozean und im Nordosten vom Pazifik umgeben; sein Inneres ist von zahlreichen Binnenmeeren durchdrungen. Die Maritimität und Inhomogenität des Naturraumes tragen zusammen mit dem lebhaften Relief der Inselwelt zu der Ausbildung regionaler Klimadifferenzen bei, die sich vor allem in der jährlichen Niederschlagsverteilung bemerkbar machen (KÖTTER et al. 1979). Anhand einer Analyse von Meßdaten, die über einen Zeitraum von mindestens zehn Jahren erhoben wurden, erstellten SCHMIDT & FERGUSON (1951) für die in Indonesien verbreiteten Regenmuster ein auf dem sogenannten Q-Index basierendes Klassifikationsschema. Der Index errechnet sich nach der Formel

$$Q = \frac{\text{Anzahl Trockenmonate pro Jahr}}{\text{Anzahl Regenmonate pro Jahr}} \times 100\%$$

wobei Trockenmonate als Monate mit einer Niederschlagsmenge unter 60 mm und Regenmonate als Monate mit einer Niederschlagsmenge von mehr als 100 mm definiert sind. Die sich daraus ergebenden Werte werden den Klimakategorien A (immerfeucht) bis H (extrem trocken) zugeteilt. Je größer Q, desto länger bzw. häufiger treten in der jeweils untersuchten Region Trockenperioden auf. Abbildung 3.3 zeigt die auf diesem System beruhende klimatische Einteilung des Archipels. Während auf Sumatra, Borneo und West-Papua immerfeuchte Kernzonen dominieren, findet man in den zentralen und südlichen Bereichen eher saisonale, nach Osten hin zunehmend trockenere Klimate vor.

Bali fällt in die Kategorie 'seasonal' bzw. 'strongly seasonal'. Der Q-Index gibt allerdings weder Auskunft über die tatsächliche Anzahl noch das Verteilungsmuster der pro Jahr auftretenden Trocken- bzw. Regenmonate. Auf Bali herrscht unter dem Einfluß des feuchtwarmen Nordwestmonsun von Oktober bis März Regenzeit, von April bis September dagegen sorgt der Südostmonsun für eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Trockenzeit (LOOSE et al. 1997).



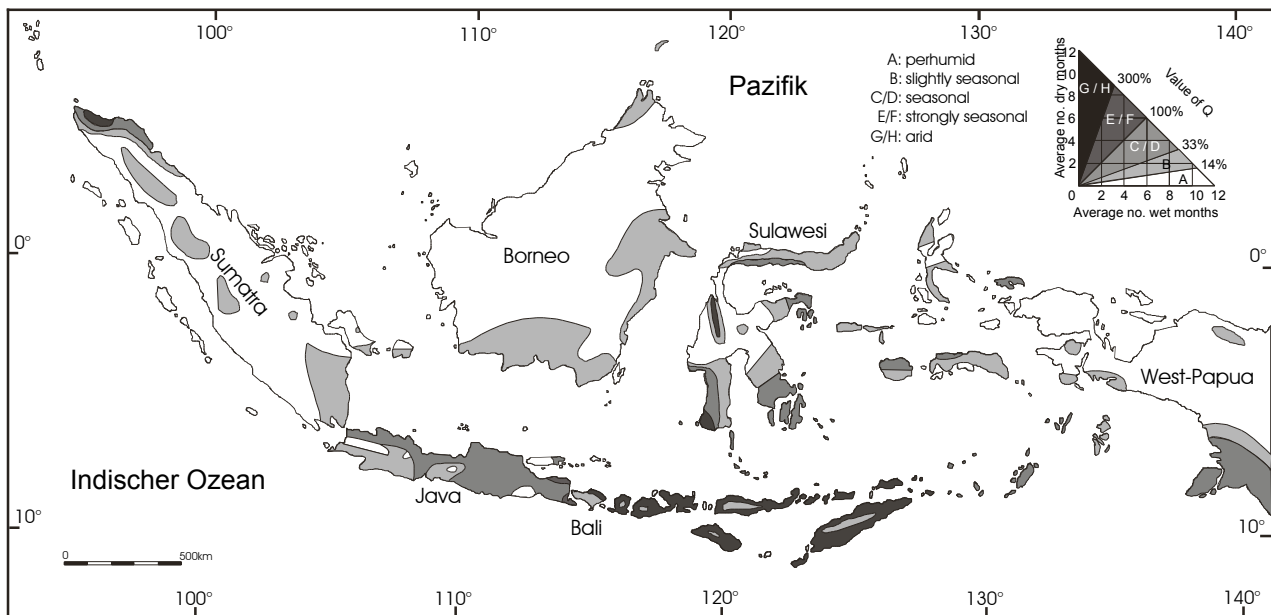


Abb. 3.3: Klimatische Einteilung des Indonesischen Archipels nach SCHMIDT & FERGUSON (1951) (aus WHITMORE 1984, verändert).

Die jährliche Gesamtniederschlagsmenge beträgt je nach Region weniger als 1500 bzw. bis zu 4000 mm (WHITTEN et al. 1996). Diese regionalen Unterschiede stehen mit dem Oberflächenprofil der Insel in Zusammenhang, das in erster Linie von einer von West nach Ost verlaufenden Bergkette geformt wird.

Zur Charakterisierung der während des Untersuchungszeitraumes im Nationalpark-Gebiet vorliegenden Wetterverhältnisse wurden eigene Messungen zu Niederschlagsmenge, Lufttemperatur und relativer Luftfeuchtigkeit durchgeführt.

### 3.2.1 Material und Methoden

Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsdaten wurden aus organisatorischen Gründen am Wohnort erhoben, die Regenmenge sowohl am Wohnort als auch im Untersuchungsgebiet ermittelt.

Die Bestimmung der Niederschlagsmenge erfolgte mit einem handelsüblichen Regenschirm, der in ca. einem Meter Höhe über dem Boden an einer Bambusstange befestigt wurde. Um ein Überlaufen des Sammelbehälters bei starken Regengüssen zu verhindern, wurde eine Vorrichtung angebracht, über die das überschüssige Wasser in eine Plastikflasche umgeleitet und später nachgemessen werden konnte. Zusätzlich wurde die Öffnung des Auffangstutzens mit einem kleinen, durchlöchernten Trichter abgedeckt, um einer zu starken Verdunstung durch Sonneneinstrahlung entgegen zu wirken.

Am Wohnort Cekik erfolgte die Datenaufnahme von Januar 1999 bis einschließlich Juni 2000, im Feld von Juni 1999 bis Juni 2000. Der Regenschirm wurde regelmäßig, meist täglich morgens und abends bzw. an jedem 'Feldtag' abgelesen und geleert. Schließlich wurde für jedes Monat die Gesamtniederschlagsmenge sowie für Cekik die Anzahl der Regentage berechnet.

Die Temperaturwerte wurden mit Hilfe eines digitalen, mit Minimum- und Maximum-Speicherfunktion ausgestatteten Thermometers der Marke THERMO-CLOCK aufgenommen. Der Sensor wurde in ca. 2,50 m Höhe im Schatten angebracht. Es wurden die täglichen Maxima und Minima aufgezeichnet und daraus jeweils die monatlichen Mittelwerte gebildet. Die Daten wurden von Januar 1999 bis einschließlich Juni 2000 erhoben.

Da ein erstes, im Freien angebrachtes Hygrometer im Februar 1999 gestohlen wurde und ein neues Meßinstrument aus diversen Gründen nicht vor Juli 1999 eingesetzt werden konnte, beschränken sich die Angaben zur Luftfeuchtigkeit auf den Zeitraum von Juli 1999 bis Juni 2000. Es wurde ein digitales Hygrometer der Marke OREGON SCIENTIFIC verwendet, das zweimal täglich, d.h. morgens um 08:00h und abends um 20:00h abgelesen wurde. Das Gerät wurde erst kurz, jedoch mindestens 20 Minuten vor der Ablesezeit ins Freie gestellt. Eine weitere Messung zur Tagesmitte konnte nicht durchgeführt werden, da sich die Beobachterin sowie die Assistenten zu dieser Zeit meist im Untersuchungsgebiet befanden. Für die Kalkulation der Monatsmittelwerte standen pro Monat durchschnittlich 18,70 08:00h-Daten bzw. 23,60 20:00h-Daten zur Verfügung. Die relativ geringe Anzahl an 08:00h-Werten ist darauf zurückzuführen, dass häufig sehr früh ins Studiengebiet aufgebrochen wurde und daher die 08:00h-Messung ausfallen mußte. Durch den Einsatz eines kontinuierlich aufzeichnenden Hygrographen hätte dieses Problem umgangen und außerdem der Tagesgang der Luftfeuchtigkeit erfasst werden können, doch stand der finanzielle Aufwand für die Beschaffung eines derartigen Gerätes in keinem Verhältnis zu der Bedeutung der hygrometrischen Daten für die vorliegende Studie.

## **3.2.2 Ergebnisse**

### **3.2.2.1 Niederschlag**

Abbildung 3.4 zeigt die monatliche Verteilung der Niederschläge während des Untersuchungszeitraumes. Das Muster läßt zunächst die deutlich voneinander abgegrenzten, mit dem Winter- bzw. Sommermonsun in Zusammenhang stehenden Regen- und Trockenperioden erkennen. Kennzeichnend für die jeweilige Jahreszeit ist nicht nur die Höhe der Niederschlagssäulen, sondern auch die Anzahl der Regentage. 1999 setzte die Trockenzeit im Mai ein. Fielen in den Vormonaten mit meist mehr als 200 mm noch vergleichsweise hohe Niederschläge, betrug die Gesamtregentmenge im Mai 1999 nur mehr 57,5 mm. Sie verteilte sich auf insgesamt fünf Regentage, wohingegen es in der vorangegangenen Feuchtperiode mindestens jeden zweiten Tag, im Januar und Februar 1999 sogar fast täglich geregnet hatte.

Im Laufe der bis einschließlich September 1999 andauernden, fünfmonatigen Trockenzeit traten zwar vereinzelt Niederschläge auf, doch blieben die monatliche Gesamtmenge und Anzahl der Regentage stets gering. Am Wohnort Cekik fielen während der Trockenzeit an insgesamt 22 Tagen 145 mm Regen, was einem Anteil von 9,69% am Jahresniederschlag von 1999 (s.u.) entspricht. Die letzten beiden Monate des Sommermonsun waren nahezu niederschlagsfrei.

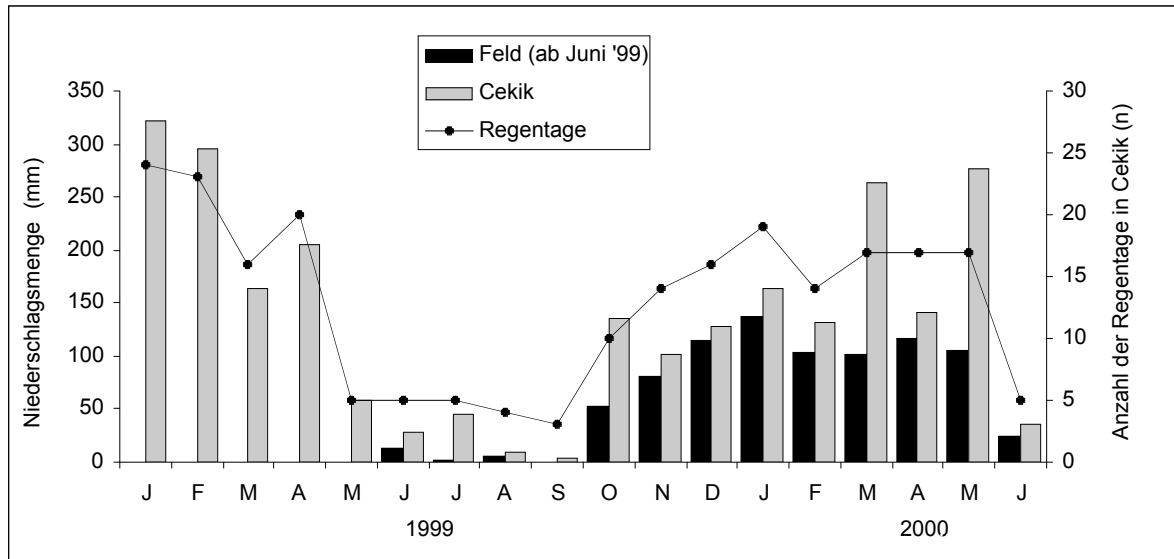


Abb. 3.4: Monatliche Verteilung der Niederschläge: in Cekik von Januar 1999 bis Juni 2000, im Feld von Juni 1999 bis Juni 2000.

Am 13. Oktober 1999 setzten die ersten starken Regengüsse des Wintermonsun ein und kündigten damit den Wechsel der Jahreszeiten an. Die Regenperiode 1999/2000 dauerte acht Monate, in denen es - bis auf Oktober und November im Feld - stets mehr als 100 mm regnete. Abgesehen vom Oktoberwert für Cekik nahmen die monatlichen Niederschlagsmengen während der ersten vier Monate kontinuierlich zu, erreichten im Januar 2000 mit 163 mm in Cekik bzw. 137,5 mm im Feld ein vorläufiges Maximum, um im Februar 2000 wieder etwas zurückzugehen. Ein entsprechendes Bild ergibt sich für die Anzahl der Regentage. Im weiteren Verlauf fallen die hohen Niederschlagsäulen von März und Mai 2000 in Cekik auf. In diesen beiden Monaten regnete es an gleich vielen Tagen fast doppelt soviel wie im dazwischen liegenden Monat April, was auf einige sehr heftige Regengüsse zurückzuführen ist. So fielen im März an nur drei der 17 Regentage 66%, im Mai an vier der 17 Regentage sogar 71,80% des monatlichen Gesamtniederschlags.

Im Juni 2000 begann schließlich eine neue Trockenperiode. Ähnlich wie im Vorjahr erfolgte der Wechsel zwischen den Jahreszeiten eher abrupt denn sukzessiv.

1999 betrug der Jahresniederschlag in Cekik 1496,5 mm und verteilte sich auf 145 Regentage. Es gab sieben Regenmonate, d.h. mit jeweils mehr als 100 mm, und fünf Trockenmonate mit jeweils weniger als 60 mm Niederschlag. Nach SCHMIDT & FERGUSON (1951) ergibt sich daraus ein Q-Index von 71,40%, was der Klimakategorie 'saisonal' entspricht.

Vergleicht man die beiden Meßorte, so fällt auf, dass in Cekik stets höhere Regenmengen zu verzeichnen waren als im Feld. Dieser Unterschied ist signifikant (WILCOXON-TEST für Paardifferenzen<sup>1</sup>,  $p < 0,001$ ). Von Juni 1999 bis Juni 2000 fielen am Wohnort insgesamt 1464 mm, im Feld dagegen nur 857 mm Regen. Im Norden herrschte also ein etwas trockeneres Klima vor, worauf

<sup>1</sup> Da die Differenzen nicht normalverteilt waren (SHAPIRO-WILK W-TEST,  $p = 0,0005$ ), wurde hier statt des ZWEISTICHPROBEN-T-Test bei abhängigen Stichproben der nichtparametrische WILCOXON-TEST herangezogen.

auch die Berechnung des Q-Index hindeutet: Legt man als 'Jahr' den Zeitraum von Juni 1999 bis Mai 2000 zugrunde, so erhält man für Cekik den Wert 50% (vier Trocken- versus acht Regenmonate), für das Untersuchungsgebiet 83,33% (fünf Trocken- versus sechs Regenmonate). Zwar charakterisieren beide Indices das Klima als saisonal, doch verweist der höhere Feldwert auf eine ausgeprägtere Trockenzeit. Hier machen sich lokale Klimadifferenzen bemerkbar, die auch durch Langzeitbeobachtungen bestätigt werden. Nach WHITTEN et al. (1996: 123) beträgt die jährliche Niederschlagsmenge im nördlichen Bereich des Nationalparks stets weniger als 1500 mm, im südlichen Teil liegt sie meist zwischen 1500 und 2000 mm. Wie in vielen Gebieten Indonesiens sind auch auf Bali klimatische Unterschiede auf kleinstem Raum keine Seltenheit. Sie hängen v.a. mit der von West nach Ost verlaufenden Bergkette zusammen.

### 3.2.2.2 Temperatur

Abbildung 3.5 stellt den Verlauf der monatlichen Maxima und Minima der Lufttemperaturen im Untersuchungszeitraum dar. Die Temperaturen blieben relativ konstant und zeigten nur geringfügige Schwankungen. Die Monatsmaxima lagen zwischen 31,9°C (Juli 1999) und 35,2°C (April 2000), die Minima zwischen 23,5°C (Mai 1999) und 27,1°C (Mai 2000). Im Mittel betrug das Maximum 33,4°C, das Minimum 25,0°C. Als höchste Tagestemperatur wurden am 30. März 1999 37,9°C gemessen, absolutes Minimum waren 20,8°C am 24. August 1999.

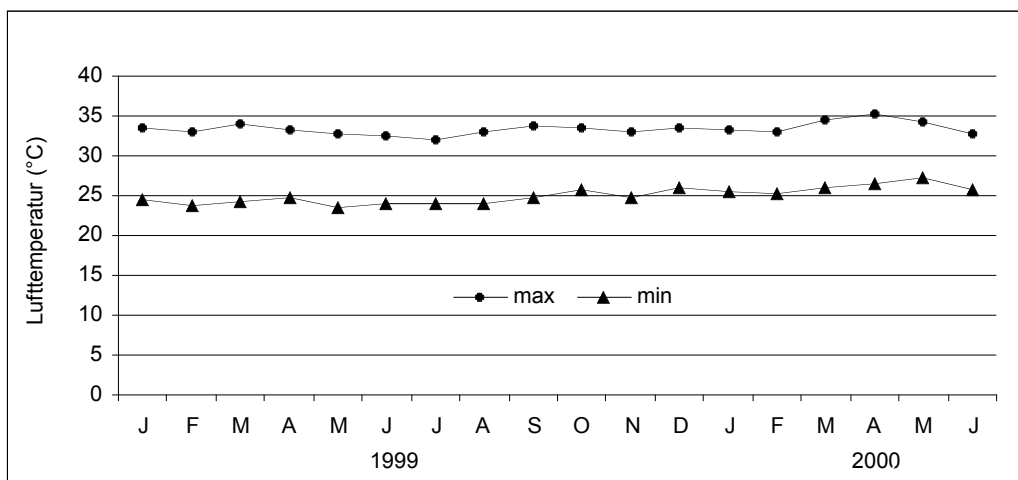


Abb. 3.5: Verlauf der monatlichen Maxima und Minima der Lufttemperaturen in Cekik von Januar 1999 bis Juni 2000.

Während der Trockenzeit von Mai bis einschließlich September 1999 war es mit durchschnittlich 32,8°C und 24,1 °C etwas kühler als in der darauffolgenden Regenzeit mit durchschnittlich 33,8°C und 25,9°C. Im Verlauf der Regenzeit war generell ein leichter Temperaturanstieg zu verzeichnen, der sich vor allem in ihrer zweiten Hälfte bemerkbar machte. März, April und Mai 2000 waren die drei wärmsten Monate im Untersuchungszeitraum. Ihre Maxima und Minima lagen mit 34,5°C bzw. 26,1°C (März), 35,2°C bzw. 26,6°C (April) und 34,3°C bzw. 27,1°C (Mai) deutlich über dem Durchschnitt.

Die Ergebnisse spiegeln die für tropische Klimate typischen Temperaturverhältnisse wider. Jahreszeiten spielen im Vergleich zu Tageszeiten eine geringe Rolle, was dadurch zum Ausdruck kommt, dass die täglichen Temperaturschwankungen größer sind als die Jahresschwankung. Man bezeichnet dies als jahreszeitliche Isothermie (KÖTTER et al. 1979). In Cekik betrug 1999 die Jahresamplitude der Maxima  $2,2^{\circ}\text{C}$ , die der Minima  $2,3^{\circ}\text{C}$ , wohingegen die mittlere Tagesamplitude bei  $8,6^{\circ}\text{C}$  lag.

### 3.2.2.3 Relative Luftfeuchtigkeit

Betrachtet man die Ergebnisse zur relativen Luftfeuchtigkeit (Abbildung 3.6), so fällt zunächst auf, dass sich die um 08:00h und 20:00h gemessenen Werte kaum voneinander unterscheiden. Sie betragen durchschnittlich 86,7% bzw. 86,2%. Des weiteren blieb die Luftfeuchtigkeit zu beiden Tageszeiten im Laufe des Untersuchungszeitraumes relativ konstant. Sie lag morgens zwischen 85,5% (Juni 2000) und 88,0% (November 1999), abends zwischen 84,7% (Juni 2000) und 87,4% (Oktober 1999).

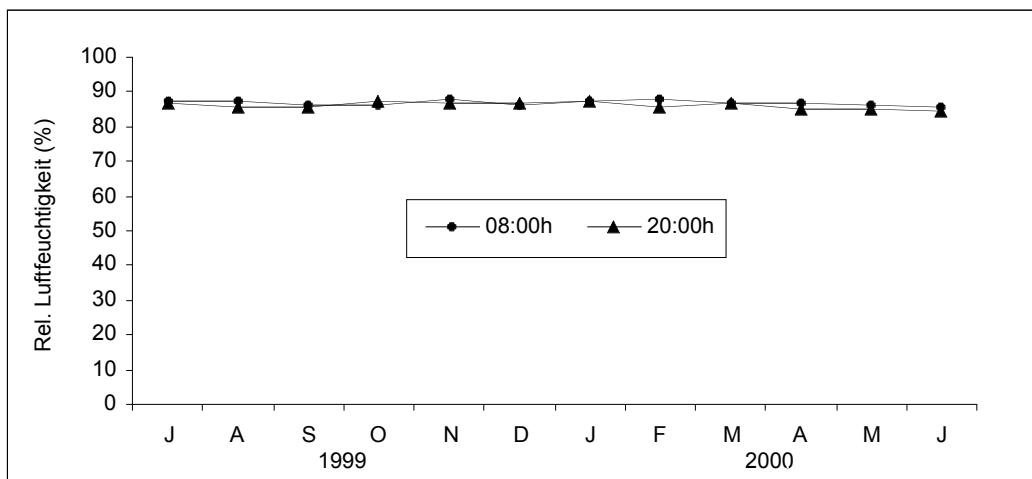


Abb. 3.6: Verlauf der mittleren monatlichen Luftfeuchtigkeitswerte um 08:00h und 20:00h in Cekik von Juli 1999 bis Juni 2000.

### 3.2.2.4 Ökologisches Klimadiagramm

Die Grundlage für die Beurteilung des Klimas in ökologischer Hinsicht bildet das ökologische Klimadiagramm nach WALTER & LIETH (1967). Es setzt die Temperatur- und Hydraturverläufe eines Jahres zueinander in Beziehung und erlaubt daher Rückschlüsse auf die in einem Ökosystem zu verschiedenen Jahreszeiten vorherrschenden Wasserverhältnisse. In Trockenzeiten überwiegt in der hydrologischen Wasserbilanz die Verdunstung, während in Feuchtperioden der Wassereintrag (Niederschlag) die Evaporation übersteigt (WALTER & BRECKLE 1999). Der Hinweis auf die Aridität bzw. Humidität der Jahreszeiten kommt in dem Klimadiagramm durch die Anwendung des Maßstabes  $10^{\circ}\text{C}$  zu 20 mm zustande. Dabei ersetzt die Temperaturkurve annäherungsweise die Kurve

der potentiellen Evaporation (deren Werte meist nicht bekannt sind) und kann daher zur Darstellung der Wasserbilanz mit der Niederschlagskurve in Beziehung gesetzt werden.

Abbildung 3.7 zeigt das aus den Meßdaten berechnete Klimadiagramm von Cekik (3.7a) und des Untersuchungsgebietes (3.7b). Als monatliche Durchschnittstemperatur wurde der Mittelwert der in Cekik gemessenen Monatsmaxima und -minima herangezogen.

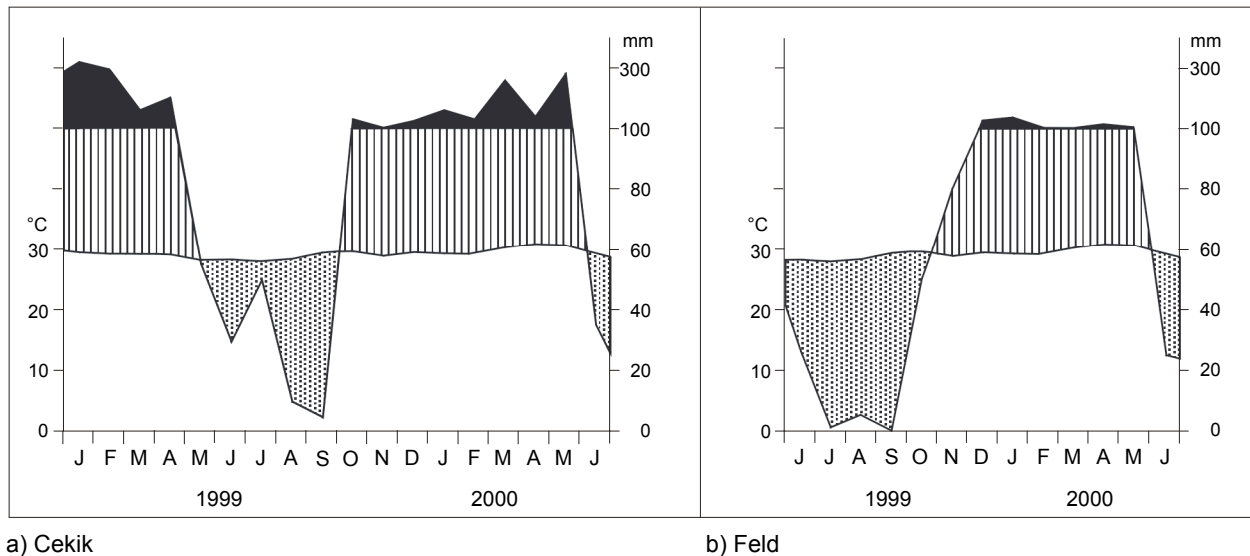


Abb. 3.7: Ökologisches Klimadiagramm (nach WALTER & LIETH 1967) von a) Cekik (Januar 1999 - Juni 2000) und b) des Untersuchungsgebietes (Juni 1999 - Juni 2000). P: Perzeption (Niederschlag) E: Evaporation (Verdunstung).  
 ■ perhumid ( $E < P$ ,  $P/\text{Monat} > 100\text{mm}$ )  
 ▨ humid ( $E < P$ ,  $P/\text{Monat} < 100\text{mm}$ )  
 ▩ arid ( $E > P$ )

In beiden Gebieten führten geringe bzw. fehlende Niederschläge zwischen Mai und Oktober 1999 zu einer Dürreperiode. Ihre Dauer ist der horizontalen, ihre Intensität der vertikalen Ausdehnung der punktierten Flächen zu entnehmen. Die bereits in Abschnitt 3.2.2.1 anhand des Q-Index erläuterte stärkere Ausprägung der Trockenzeit im Feld ist hier deutlich zu erkennen. Betrachtet man die Humiditätsflächen, so fällt auf, dass in Cekik stets ein perhumides Klima vorherrschte. In sämtlichen Monaten der regenreichen Zeit betragen die Niederschläge mehr als 100 mm. Im Untersuchungsgebiet setzte die perhumide Phase der Feuchtperiode 1999/2000 erst im Dezember 1999, also zwei Monate später als in Cekik, ein. In ihrem weiteren, nahezu konstanten Verlauf lagen die monatlichen Niederschlagsmengen meist nur knapp über 100 mm.

### 3.3 Vegetation des Habitats

Die botanischen Untersuchungen konzentrierten sich zum einen auf eine Analyse der Vegetationsverhältnisse. Es wurden dazu die Struktur des Waldes und seine floristische Zusammensetzung untersucht, sowie Häufigkeit und räumliche Verteilung und damit die Bedeutung einzelner Pflanzenarten im Habitat ermittelt. Zum anderen wurden Daten zur Pflanzenphänologie, d.h. den saisonalen Produktionszyklen der Pflanzen und den damit einhergehenden Veränderungen im Blatt-, Blüten- und Fruchtangebot erhoben.

#### 3.3.1 Vegetationsanalyse

##### 3.3.1.1 Material und Methoden

###### 3.3.1.1.1 Material

Für die Vegetationsanalyse wurden ein Kompaß (RECTA TURBO 20), ein 50m- und 2m-Maßband, Metallschilder (FORESTRY SUPPLIERS), Nägel, Hammer, wasserfeste Stifte, vorgefertigte Arbeitsblätter sowie kalibrierte Meßplatten benötigt. Letztere wurden aus zusammensteckbaren Plastikrohren erstellt und in 1m-Abständen markiert. Blatt- und Blütenproben wurden in einer selbst angefertigten Pflanzenpresse getrocknet, Früchte in kleinen Plastikbehältern in einer 70%-igen Alkohollösung konserviert.

###### 3.3.1.1.2 Flächenform und Minimalareal

Eine gängige Methode zur Erfassung und Charakterisierung der Vegetation eines Primaten-Habitats stellt die 'Count-Plot'-Technik nach MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG (1974) dar (z.B. CHIVERS 1974; KOOL 1989; MACKINNON & MACKINNON 1978; PERES 1991; STRUHSAKER 1975). Dabei werden mehrere Untersuchungsflächen abgesteckt und alle darauf befindlichen Pflanzen identifiziert, gezählt und vermessen.

Unter 'Plot' verstehen MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG (1974: 93) eine zweidimensionale Aufnahme- fläche beliebiger Größe und Form. Am häufigsten werden Quadrate, Rechtecke und Streifen (Transekte) verwendet. Welche Auswirkung die Formenwahl letztendlich auf die Repräsentativität der Stichprobe hat, gilt als umstritten. Nach STRUHSAKER (1975) eignen sich Streifen besser, um Dichten und die Verteilung von Baumarten in einem großen Areal (> 100 ha) abzuschätzen, während in kleineren Gebieten Quadrate vorzuziehen sind. Andere dagegen sprechen sich generell für die Transektform aus. Da Pflanzenarten in der Regel zu geklumpftem Auftreten neigen (GREIG-SMITH 1983), könnte die Anwendung der Quadrat-Methode zu einer Überrepräsentation einzelner Spezies führen (BORMANN 1953; CLAPHAM 1932). Nach CAMPBELL et al. (1986) lassen sich mit gestreckten Aufnahme- flächen mehr Pflanzenarten pro 'Plot' sowie botanische Veränderungen entlang ökologischer Gradienten besser erfassen.

In zahlreichen Colobinen-Studien kamen entweder Transekte (z.B. BENNETT 1983; HARDY 1988; OATES 1974) oder eine Kombination aus quadratischen und länglichen 'Plots' (BECKWITH 1995; DAVIES 1984; STANFORD 1991) zur Anwendung. In Anlehnung daran wurden in vorliegender Arbeit

ebenfalls hauptsächlich gestreckte sowie eine quadratische Aufnahmefläche gewählt und über die Wohngebiete (HR = 'home-range') beider Langurengruppen verteilt (Abb. 3.8).

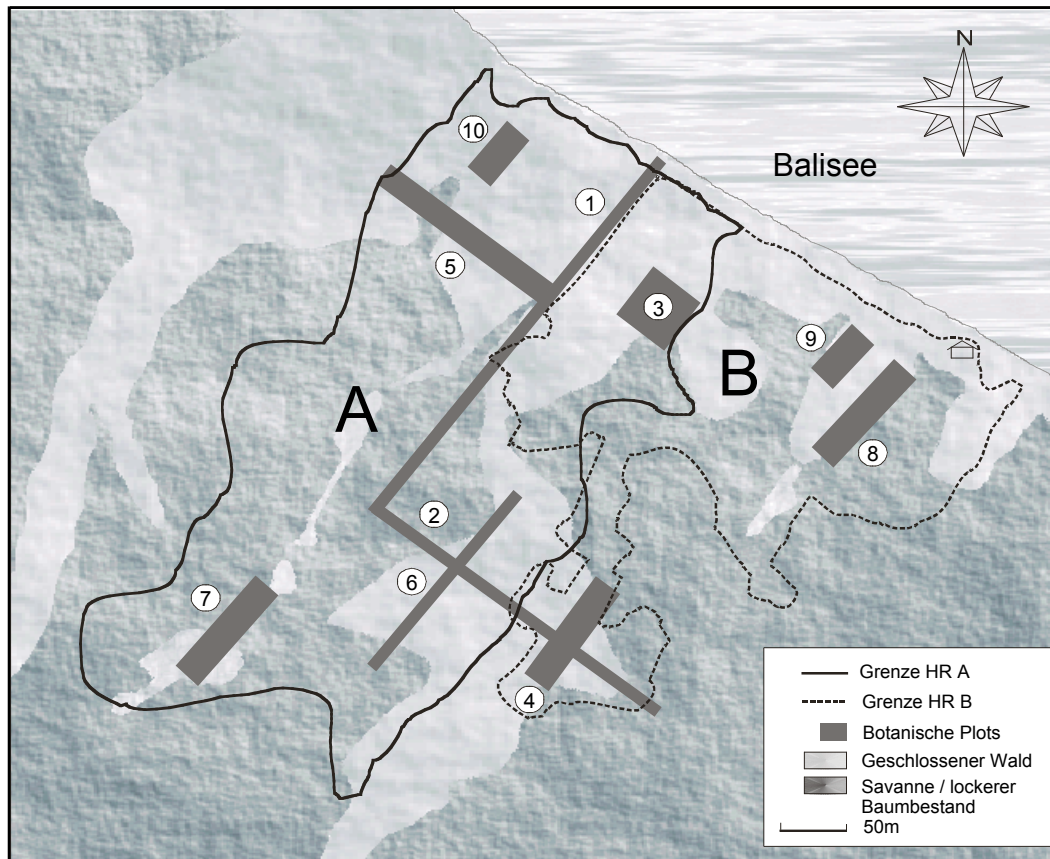


Abb. 3.8: Lage und Form der botanischen Aufnahmeflächen im Untersuchungsgebiet.

Tab. 3.1: Abmessungen der botanischen Aufnahmeflächen.

Plot-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Länge (m)	400	300	50	100	150	200	100	100	50	50
Breite (m)	10	10	50	25	20	10	25	25	20	25
Fläche (ha)	0,400	0,300	0,250	*0,225	0,300	*0,190	0,250	0,250	0,100	0,125

\* ohne Schnittfläche mit Plot-Nr. 2

Aufgrund der heterogenen Oberflächenstruktur des Geländes sowie der Notwendigkeit, beide 'home-ranges' gleichmäßig, d.h. jeweils einen annähernd gleich großen Anteil ihrer Gesamtfläche (s.u.) zu analysieren, erfolgte die Auswahl ihrer Lage nicht nach dem Zufallsprinzip. Zwar läßt strenggenommen nur ein objektiver, d.h. zufälliger Ansatz eine anschließende statistische Bearbeitung der Daten zu, doch halten manche die Forderung nach strikter Zufallsverteilung für unrealistisch oder sogar für falsch, da kein natürliches Gelände den hohen Anforderungen an Einheitlichkeit und Homogenität standhält (BOGENRIEDER 1993). Die insgesamt zehn Untersuchungsflächen wurden daher so gelegt, dass zum einen verschiedene Boden- und Geländetypen (strandna-



her bzw. -ferner Bereich, Übergänge von Plateaus zu Senken) und zum anderen v.a. die Kerngebiete der 'home-ranges' beider Gruppen (s. Kap. 4.4) erfasst wurden. Die 'Plots' wurden mit Hilfe von Kompaß und Maßband ausgemessen und abgesteckt. Ihre jeweilige Größe ist Tabelle 3.1 zu entnehmen.

Neben der Frage nach der 'Plot'-Form stellt sich die nach der zu analysierenden Mindestfläche. Gewöhnlich gelten 5-10% eines Primaten-Habitats als repräsentativ für die Gesamtfläche (NATIONAL RESEARCH COUNCIL 1981). STRUHSAKER (1975) fand in seiner Studie an Roten Stummelaffen, dass bereits 3% ausreichend sein können. Die Wohngebiete der beiden *Trachypithecus auratus* - Gruppen in vorliegender Studie umfaßten zusammen eine Gesamtfläche von ca. 25 ha, wovon 2,39 ha, d.h. 9,56% vegetationskundlich untersucht wurden. Die 'Plots' Nr. 1, 5-7, 10 sowie die linke Hälfte von 'Plot' Nr. 2 lagen im Wohngebiet von Gruppe A, die 'Plots' Nr. 4, 8, 9 sowie die rechte Hälfte von Nr. 2 in dem von Gruppe B. 'Plot' Nr. 3 wurde von beiden Gruppen genutzt. Es wurden damit insgesamt 1,67 ha des 'home-range' von Gruppe A und 0,98 ha des 'home-range' von Gruppe B analysiert, was jeweils einem Anteil von ca. 10% ihrer Wohngebietsfläche entsprach (s. Kap. 4.4).

#### 3.3.1.1.3 Erhobene Datensätze

Üblicherweise konzentrieren sich die botanischen Untersuchungen in Feldstudien arboricoler Primaten auf die größeren Holzgewächse, d.h. auf Bäume und Lianen. Lianen sind Kletterpflanzen, die selber keine tragenden Stämme ausbilden, sondern andere Pflanzen, sogenannte Trägerpflanzen oder Phorophyten, als Stützelemente benutzen, um ans Licht zu gelangen (RICHARDS 1998). Ihre biegsamen Sprossachsen können aber durchaus beträchtliche Durchmesser erreichen. Sträucher, die dritte Erscheinungsform der Holzpflanzen, werden u.a. aufgrund ihrer geringen Wuchshöhe in der Regel nicht in die Vegetationsanalyse einbezogen.

Der NATIONAL RESEARCH COUNCIL (1981) empfiehlt im allgemeinen eine Begrenzung der Stichprobe auf Exemplare mit einem Stammdurchmesser in Brusthöhe von  $\geq 12$  cm, was einem Umfang von 37,70 cm entspricht. Schon bei den ersten Erkundungen fiel die relativ schmale, schlanke Wuchsform der meisten Holzgewächse im Untersuchungsgebiet auf, weshalb dieses Maß für vorliegende Arbeit etwas zu hoch gegriffen erschien. Es wurden daher alle Pflanzen mit einem Stammumfang in Brusthöhe (UBH) von  $\geq 30$  cm ausgewählt (vgl. auch BECKWITH 1995; BENNETT 1983; DAVIES 1984; HARDY 1988), die ersten Beobachtungen zufolge auch die größte Bedeutung für die Haubenlanguren hatten. In die Analyse gingen damit nur Bäume ein, da Lianen wesentlich dünnere Stämme aufwiesen und auch bei einer weiteren Reduktion des Mindestumfangs auf z.B. 20 cm kaum hätten erfasst werden können.

Alle gesunden Bäume mit UBH  $\geq 30$  cm, deren Stamm sich zu mindestens 50% innerhalb der abgesteckten 'Plots' befand, wurden mit einem nummerierten Metallschild gekennzeichnet und anhand

ihres Lokalnament identifiziert. Dieser wurde mit Hilfe der Feldassistenten bzw. von Bildmaterial (KOORDERS & VALETON 1913; LEMBAGA PENELITIAN HUTAN 1972) ermittelt. Die endgültige taxonomische Bestimmung erfolgte anhand von Blatt-, Blüten- und Fruchtproben im National-Herbarium von Bogor, West-Java. Zusätzlich wurden von allen aufgenommenen Exemplaren folgende Datensätze erhoben:

- Stammumfang in Brusthöhe (UBH) in cm
- Baumhöhe (BH) in m
- Stammhöhe (SH, = Höhe des Stammes bis zur unteren Begrenzung des Kronendaches) in m
- Horizontaler Kronendurchmesser (KD) in m, bei unregelmäßigen Kronen wurden zwei senkrecht zueinander liegende Messungen durchgeführt und der Mittelwert gebildet
- Kronenform, die einer der folgenden Kategorien zugeordnet wurde: sphärisch (= kugelförmig), hemisphärisch, kegelförmig oder zylindrisch
- Vorhandensein von Lianen im Kronendach, was nach einer Skala von 0-3 bewertet wurde (0:0, 1: < 33%, 2: 33 - 66% und 3: > 66% der Baumkrone mit Lianen beladen)

Basierend auf diesem Datenmaterial wurden nachstehende Größen berechnet:

- Stammdurchmesser in Brusthöhe (DBH) in cm nach der Formel  $DBH = UBH/\pi$
- Stammkreisfläche (SKF) in  $cm^2$  nach der Formel  $SKF = (0,5 \pi DBH)^2 \pi \pi$
- Kronenhöhe (KH) in m nach der Formel  $KH = BH - SH$
- Kronenfläche (KF) in  $m^2$  nach der Formel  $KF = (0,5 \pi KD)^2 \pi \pi$
- Kronenvolumen (KV) in  $m^3$ , nach der Formel
 

$KV = 4/3 \pi KF \pi KH$	für eine sphärische,
$KV = 2/3 \pi KF \pi KH$	für eine hemisphärische,
$KV = 1/3 \pi KF \pi KH$	für eine kegelförmige und
$KV = KF \pi KH$	für eine zylindrische Kronenform.

#### 3.3.1.1.4 Auswertung

Zur Charakterisierung der Vegetationsverhältnisse wurden folgende vegetationskundlichen Parameter ermittelt (vgl. KREEB 1983; MOORE & CHAPMAN 1986; MÜHLENBERG 1993; MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG 1974; NATIONAL RESEARCH COUNCIL 1981):

##### **Shannon-Index**

Es gibt verschiedene Indices zur Beschreibung des Artenreichtums in einem Habitat (s. Übersicht in MAGURRAN 1988; PEET 1974, PIELOU 1975). Am meisten verbreitet ist der Shannon-Index (PIELOU 1966, 1969), der sowohl die taxonomische Diversität, also die Artenzahl, als auch die Individuenverteilung unter den Arten berücksichtigt. Er berechnet sich nach der Formel

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

wobei

- H': Shannon-Index
- S: Gesamtzahl der Arten
- p<sub>i</sub>: Relative Häufigkeit der i-ten Art (Individuenzahl der Art i / Gesamtindividuenzahl)
- ln: natürlicher Logarithmus

und beschreibt den mittleren Grad der Ungewißheit, eine bestimmte Art von S Arten bei zufälliger Probenentnahme anzutreffen. Mit steigender Artenzahl und zunehmender Gleichverteilung der Individuen steigt auch  $H'$ . In realen Biozöosen liegt sein Wert meist zwischen 1,50 und 3,50 (MÜHLENBERG 1993).

Die Einstufung der Wichtigkeit und Bedeutung der Pflanzenarten bzw. -familien in einem Habitat erfolgt anhand sogenannter Importanzwerte (WHITTAKER 1975). Auf Artebene werden dazu die relative Abundanz, relative Dominanz und relative Frequenz, auf Familienebene die relative Abundanz, relative Dominanz und relative Diversität herangezogen.

#### **a) Abundanz (Dichte)**

Die Abundanz berücksichtigt die Zahl der Individuen. Man unterscheidet zwischen der absoluten Abundanz, die die Gesamtzahl der Individuen pro Art bzw. Familie angibt, und der etwas anschaulicheren relativen Abundanz, die den prozentualen Anteil einer Art bzw. Familie an der gesamten Stichprobe bezeichnet:

*Absolute Abundanz = Zahl der Individuen einer Art bzw. Familie*

*Relative Abundanz = (absolute Abundanz einer Art bzw. Familie / Gesamtzahl der Individuen)  $\square$  100%*

#### **b) Dominanz**

Ein Maß für die Stoffproduktion bzw. Biomasse der Individuen einer Art bzw. Familie liefert der Dominanzwert. Darunter versteht man den Anteil der Bodenfläche, der bei senkrechter Projektion des Pflanzenkörpers auf den Waldboden abgedeckt wird. Bei Bäumen ist damit in der Regel die durch die Kronenfläche erzielte Beschattung gemeint, doch wird an ihrer Stelle meist die wesentlich schneller zu ermittelnde Deckung des Stammes, d.h. die Stammquerschnittsfläche (=Stammkreisfläche SKF) angegeben. Die SKF eines Baumes kann dann als indirektes Maß für seine Kronendachfläche herangezogen werden, wenn eine lineare Korrelation zwischen Stamm- und Kronendurchmesser besteht (LAMPRECHT 1986). Da dies in vorliegender Studie zutrifft (s. Ergebnisse), wird die Dominanz ebenfalls über die SKF ausgedrückt:

*Absolute Dominanz = Summe der Stammkreisflächen aller Individuen einer Art bzw. Familie*

*Relative Dominanz = (absolute Dominanz einer Art bzw. Familie / absolute Dominanz aller Individuen)  $\square$  100%*

Aus der Sicht eines herbivoren Primaten jedoch mag dem sich im Kronenvolumen und damit dem potentiellen Futterangebot niederschlagenden Anteil der Biomasse eine wesentlich größere Bedeutung zukommen als dem des Dickenwachstum bzw. der damit korrelierten Kronenfläche. Zwar geht die Kronenfläche und damit indirekt die SKF in die Berechnung des Kronenvolumens mit ein, doch hängt dessen Größe noch von weiteren Parametern wie der Kronenhöhe und v.a. der Kronenform ab, die zwischen den Baumarten erheblich variieren kann. Dies wurde hier berücksichtigt, indem zusätzlich ein auf dem Kronenvolumen basierender Dominanzwert kalkuliert wurde:

*Absolute KV-Dominanz = Summe des Kronenvolumens aller Individuen einer Art bzw. Familie*

*Rel. KV-Dominanz = (abs. KV-Dominanz einer Art bzw. Familie / abs. KV-Dominanz aller Individuen)  $\cdot$  100%*

### **c) Frequenz**

Ein weiteres Charakteristikum für den Stellenwert einer Pflanzenart im Gesamtgefüge stellt ihre räumliche Verfügbarkeit, d.h. ihre Verteilung im Gelände dar. Einen Anhaltspunkt hierfür liefert die Frequenz. Sie errechnet sich aus der Anzahl der Untersuchungsflächen, auf denen die betreffende Art gefunden wurde:

*Absolute Frequenz = Anzahl der 'Plots', auf denen die entsprechende Art vorhanden ist*

*Relative Frequenz = (absolute Frequenz einer Art / absolute Frequenzsumme aller Arten)  $\cdot$  100%*

### **d) Diversität**

Die Bedeutsamkeit einer Pflanzenfamilie läßt sich zusätzlich anhand der Anzahl der Spezies, durch die sie vertreten wird, bestimmen.

*Absolute Diversität = Artenzahl pro Familie*

*Relative Diversität = (absolute Diversität einer Familie / absolute Diversität aller Familien)  $\cdot$  100%*

### **e) 'Importance Percentage'**

Ein Wert, der sowohl die Abundanz, Dominanz und Frequenz bzw. Diversität einer Pflanzenart bzw. -familie berücksichtigt und damit mehr Aussagekraft besitzt als die Einzelwerte ist der 'Importance Value' (IV) nach CURTIS & MCINTOSH (1951). Er errechnet sich aus der Summe der jeweiligen drei *relativen* Größen. Je häufiger, größer und gleichmäßiger verteilt die Bäume eines Taxon sind, desto höher ist der IV und damit dessen Bedeutung. Da die Summe der IV-Werte aller in der Stichprobe enthaltenen Exemplare stets 300% ergibt, wird hier zur anschaulicheren Darstellung der 'Importance Percentage' (IP) nach RISSER & RICE (1971) verwendet. Diesen gewinnt man durch Dreiteilung des IV:

*IP = (relative Abundanz + relative Dominanz + relative Frequenz bzw. Diversität) / 3*

Wird anstelle der Stammkreisfläche das Kronenvolumen als Dominanzwert mit einbezogen, so erhält der 'Importance Percentage' die Abkürzung IP-KV.

Sämtliche Parameter wurden sowohl für das Gesamtgebiet als auch für beide Wohngebiete getrennt ermittelt. Im ersten Fall liegen den Ergebnissen die Daten aller zehn Aufnahmeflächen zugrunde, im letzten Fall beziehen sie sich auf die Daten der in den jeweiligen 'home-ranges' liegenden 'Plots'.

### 3.3.1.2 Ergebnisse

#### 3.3.1.2.1 Die Struktur des Waldes

Es wird zunächst das Gesamtgebiet charakterisiert und anschließend auf bestehende Unterschiede zwischen den Wohngebieten beider Langurengruppen eingegangen.

Auf der analysierten Untersuchungsfläche von 2,39 ha befanden sich insgesamt 809 Bäume mit einem UBH  $\geq$  30 cm, womit sich eine Baumdichte von 338,49/ha ergibt. Wie Abbildung 3.9 zu entnehmen ist, wiesen die meisten Exemplare relativ dünne Stämme auf. Der mittlere Stammumfang lag bei 51 cm, was einem Durchmesser von 16,23 cm entspricht. Mehr als ein Drittel, d.h. 38,32% aller Bäume besaßen einen Umfang zwischen 30 und 39 cm, 22,37% lagen zwischen 40 und 49 cm, und 15,57% fielen in die dritte UBH-Klasse mit einem Umfang von 50 - 59 cm. Insgesamt hatten damit 76,26% der Holzpflanzen einen Umfang von weniger als 60 cm bzw. einen Durchmesser unter 19 cm. Die Häufigkeit der Bäume mit größer werdendem Umfang fällt stark ab. Nur 27 Exemplare, d.h. 3,34%, überschritten einen UBH von 100 cm (DBH = 31,83 cm). Die beiden dicksten vermessenen Bäume waren ein *Thespesia populnea* (Malvaceae) mit 189 cm (DBH = 60,16 cm) und ein *Schleichera oleosa* (Sapindaceae) mit 254 cm (DBH = 80,85 cm).

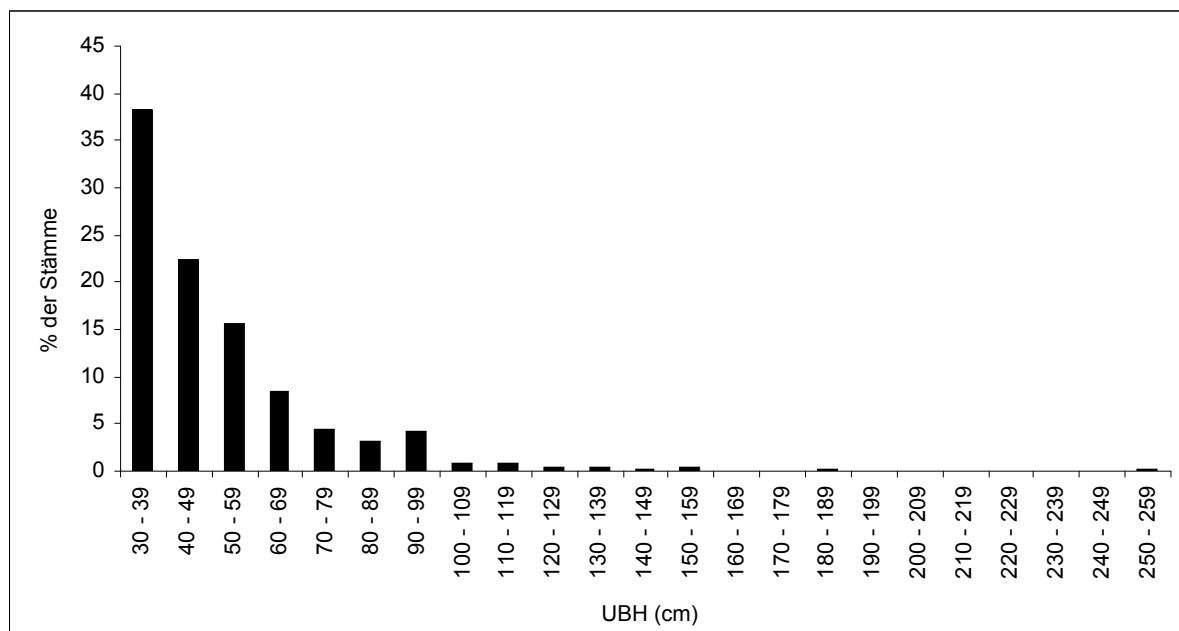


Abb. 3.9: Prozentuale Verteilung der 809 Bäume (UBH  $\geq$  30 cm) nach ihrem Stammumfang auf 10cm-Klassen.

Betrachtet man die Höhenverteilung (s. Abb. 3.10), so fällt auf, dass die Bäume insgesamt relativ niedrig waren. Der mittlere Baum im Untersuchungsgebiet maß 8,76 m. 92,83% aller Stämme fielen in den Höhenbereich von 4 bis 13 m, am häufigsten (68,23%) waren die Höhenklassen zwischen 6 und 11 m vertreten. Zwei Drittel aller Bäume (67,37%) waren kleiner als 10 m, das restliche Drittel entfiel mit 30,90 % fast vollständig auf den Bereich zwischen 10 und 15 m. In den obersten Höhenklassen ab 15 m waren nur noch 14 (1,73%) Exemplare vertreten, wovon allein 10 der Art *Albizzia lebbekoides* (Mimosaceae) angehörten, darunter die beiden höchsten Individuen

mit 20 bzw. 21 m. Durch die Begrenzung der Stichprobe auf Bäume mit einem Mindestumfang von  $\geq 30$  cm wurde indirekt auch der erfaßbaren Baumhöhe ein Mindestmaß gesetzt, weshalb die drei unteren Höhenklassen relativ spärlich besetzt waren. Die drei kleinsten Bäume maßen 2,7 m, 3 m und 3,8 m.

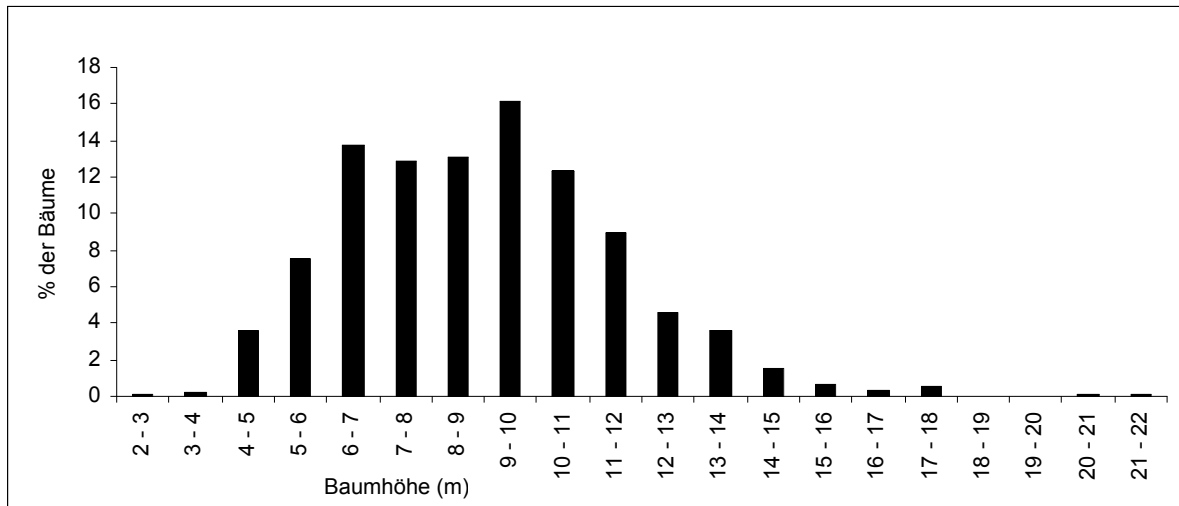


Abb. 3.10: Prozentuale Verteilung der 809 Bäume (UBH  $\geq 30$  cm) auf 1m-Höhenklassen (Klassenbreite jeweils inklusive unterer und exklusive oberer Klassengrenze).

Der durchschnittliche Kronendurchmesser der Bäume im Untersuchungsgebiet betrug 5,81 m, seine Variationsbreite lag zwischen 1,3 und 18 m (s. Abb. 3.11). Die meisten Exemplare, d.h. 98,27% fielen in den Bereich von 2 bis 13 m, wobei vor allem die Durchmesserklassen von 3 bis 8 m sehr häufig (78,86%) vertreten waren. Zwischen Kronendurchmesser und Stammdurchmesser bestand eine enge Korrelation (SPEARMAN-Rangkorrelation:  $r_s = 0,69$ ,  $p < 0,0001$ ): Je dicker ein Baum, desto breiter seine Krone. Im Mittel beschattete jedes vermessene Exemplar eine Bodenfläche von  $31,18 \text{ m}^2$ , das durchschnittliche Kronenvolumen lag bei  $167,72 \text{ m}^3$ .

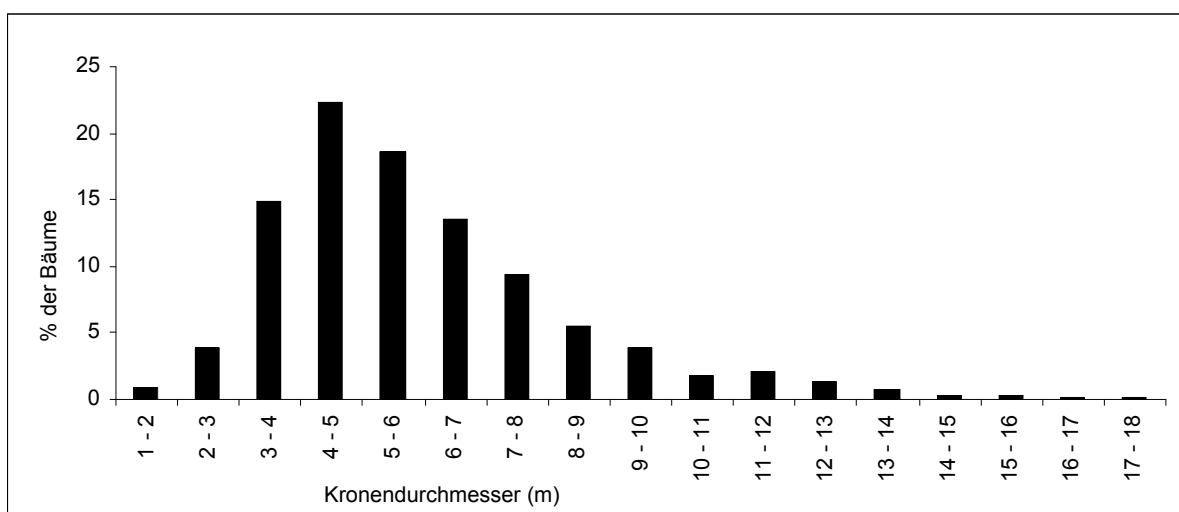


Abb. 3.11: Prozentuale Verteilung der 809 Bäume (UBH  $\geq 30$  cm) nach ihrem Kronendurchmesser auf 1m-Klassen (Klassenbreite jeweils inklusive unterer und exklusive oberer Klassengrenze).

322 aller Bäume (39,80%) trugen Lianen im Kronendach. Bei 203 der Individuen war weniger als ein Drittel, bei 69 bis zu 66% der Krone beladen. Bei den restlichen 50 Bäumen nahmen die Kletterpflanzen mehr als zwei Drittel des Kronenvolumens ein. Lianen sind zwar autotroph, doch konkurrieren sie mit ihren Trägerpflanzen um Licht und Raum und können deren Lebensfunktionen erheblich beeinträchtigen. Je stärker die Trägerkrone mit Lianen beladen, desto weniger Licht erhalten ihre Blätter, was zu einer Einschränkung des Stoffwechsels und somit des Dickenwachstums führt. Nicht selten brechen Phorophyten unter der Last der Kletterpflanzen zusammen. Einer der überladenen Bäume starb im Laufe des Untersuchungszeitraumes ab.

Abbildung 3.12 zeigt das Baumprofil des Waldes im Untersuchungsgebiet. Es handelt sich dabei um einen 50 m langen und 10 m breiten Abschnitt aus 'Plot' Nr. 5. Dargestellt sind alle Bäume mit einem UBH  $\geq 30$  cm und die auf ihnen wachsenden Lianen. Die Baumkronen überlappten zum Teil und bildeten im Höhenbereich von 4-12 m über dem Boden ein nahezu geschlossenes Dach. Eine ausgeprägte Schichtung der Kronen in mehrere Stockwerke aber, wie sie z.B. in immergrünen Regenwäldern anzutreffen ist, lag nicht vor, da es kaum Emergenten gab. Das wird auch deutlich, wenn man die Summe der Kronenflächen aller 809 Bäume berechnet: Mit 2,52 ha überstieg sie nur knapp die verfügbare Bodenfläche von 2,39 ha.

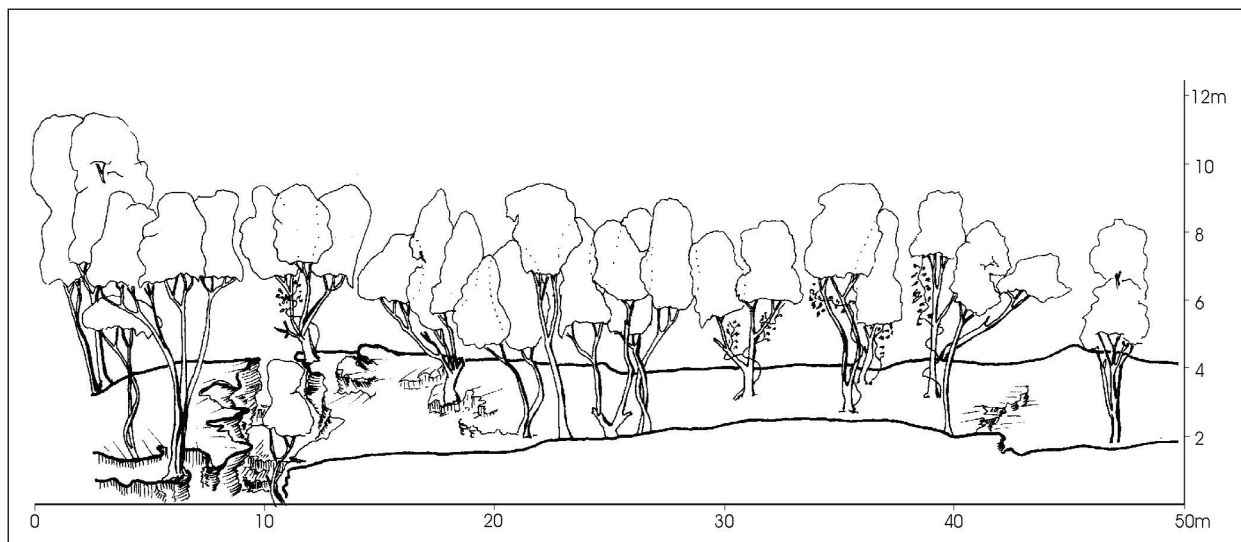


Abb. 3.12: Die Waldstruktur im Untersuchungsgebiet, dargestellt an einem 50x10m großen Ausschnitt aus 'Plot' Nr. 5. Abgebildet sind alle Bäume mit UBH  $\geq 30$ cm und die darauf wachsenden Lianen.

### Vergleich der Wohngebiete von Gruppe A und Gruppe B

Die direkt aneinander grenzenden Wohngebiete beider Langurengruppen wiesen eine sehr ähnliche Waldstruktur auf. Tabelle 3.2 gibt einen Überblick über die einzelnen Parameter. Zum Vergleich sind in der dritten Spalte noch einmal die Ergebnisse der Gesamtanalyse aufgeführt. Auf der untersuchten Fläche von 'home-range' (HR) A befanden sich 570, von HR B 358 Bäume mit einem UBH  $\geq 30$  cm, woraus sich jeweils eine Baumdichte von 341,32 und 365,31/ha ergab. Die höhere Dichte in Wohngebiet B bedeutet nicht, dass die Bäume hier enger aufeinander standen, sondern ist darauf zurückzuführen, dass durch die 'Plots' weniger Lichtungen erfasst wurden als in HR A. Tatsächlich schloß das kleinere Wohngebiet von Gruppe B im Gegensatz zu A relativ wenige offene Stellen mit ein (s. auch Kap. 4.4). Der für Wohngebiet B ermittelte Wert ist daher ein gutes Maß für die in den geschlossenen Waldbereichen vorherrschende Baumdichte, während, wie ja auch das Ergebnis der Gesamtanalyse zeigt, der geringere Wert von HR A das Untersuchungsgebiet als Ganzes besser charakterisiert.

Tab. 3.2: Charakterisierung der Waldstruktur in Wohngebiet A und B bzw. des Gesamtgebietes.

	Gruppe A	Gruppe B	Gesamtanalyse
<b>Untersuchte Fläche (ha)</b>	1,67	0,98	2,39
<b>Bäume (n)</b>	570,00	358,00	809,00
<b>Baumdichte (n/ha)</b>	341,32	365,31	338,49
$\bar{x}$ <b>UBH (cm)</b>	50,60	51,79	50,98
$\bar{x}$ <b>DBH (cm)</b>	16,11	16,49	16,23
$\bar{x}$ <b>Baumhöhe (m)</b>	8,69	8,53	8,76
$\bar{x}$ <b>Kronendurchmesser (m)</b>	5,74	5,94	5,81
$\bar{x}$ <b>Kronenfläche (m<sup>2</sup>)</b>	30,72	32,26	31,18
$\bar{\square}$ <b>Kronenfläche (ha)</b>	1,75	1,15	2,52
$\bar{x}$ <b>Kronenvolumen (m<sup>3</sup>)</b>	167,33	171,21	167,72

Die Stämme in Wohngebiet A hatten mit durchschnittlich 50,60 cm einen etwas kleineren Umfang als die in Wohngebiet B mit 51,79 cm. Wie Abbildung 3.13 zu entnehmen ist, war bei Gruppe A vor allem die unterste UBH-Klasse von 30-39 cm stärker vertreten, bei B der Bereich zwischen 60 und 79 cm. Wie aufgrund der engen Korrelation zwischen Stamm- und Kronendurchmesser (s.o.) zu erwarten, hatten die Bäume in Wohngebiet B auch einen geringfügig größeren mittleren Kronendurchmesser (5,94 m im Vergleich zu 5,74 m bei Gruppe A, vgl. Tab. 3.2).

In 'home-range' A waren die Bäume insgesamt etwas höher. Hier befanden sich auch die zwei höchsten vermessenen Exemplare von 20 bzw. 21 m. Die Berechnung der mittleren Baumhöhe in Wohngebiet A ergab sowohl inklusive als auch exklusive der beiden Emergenten jeweils 8,69 m, wohingegen die Bäume in B im Durchschnitt 8,53 m maßen. Generell fielen in Wohngebiet B etwas mehr Bäume in die unteren und in Wohngebiet A etwas mehr in die höheren der am meisten vertretenen Höhenklassen zwischen 4 und 13 m (s. Abb. 3.14).



Keiner der gefundenen Unterschiede war signifikant (MANN-WHITNEY U-TEST für UBH:  $U = 95999$ ;  $n_1 = 570$ ;  $n_2 = 358$ ;  $p = 0,129$ ; ZWEISTICHPROBEN-T-TEST unter Annahme gleicher Varianzen für Kronendurchmesser:  $t = -1,227$ ;  $FG = 926$ ;  $p = 0,22$  bzw. Baumhöhe:  $t = 0,931$ ;  $FG = 926$ ;  $p = 0,352$ ).

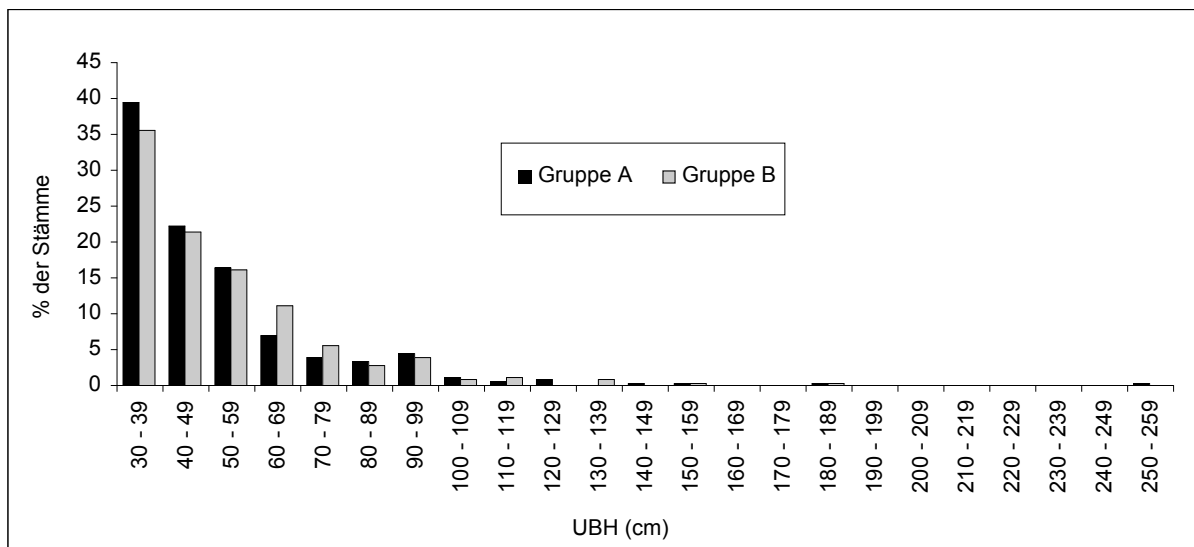


Abb. 3.13: Prozentuale Verteilung der in Wohngebiet A bzw. B vermessenen Bäume (UBH  $\geq 30$  cm) nach ihrem Stammumfang auf 10cm-Klassen.

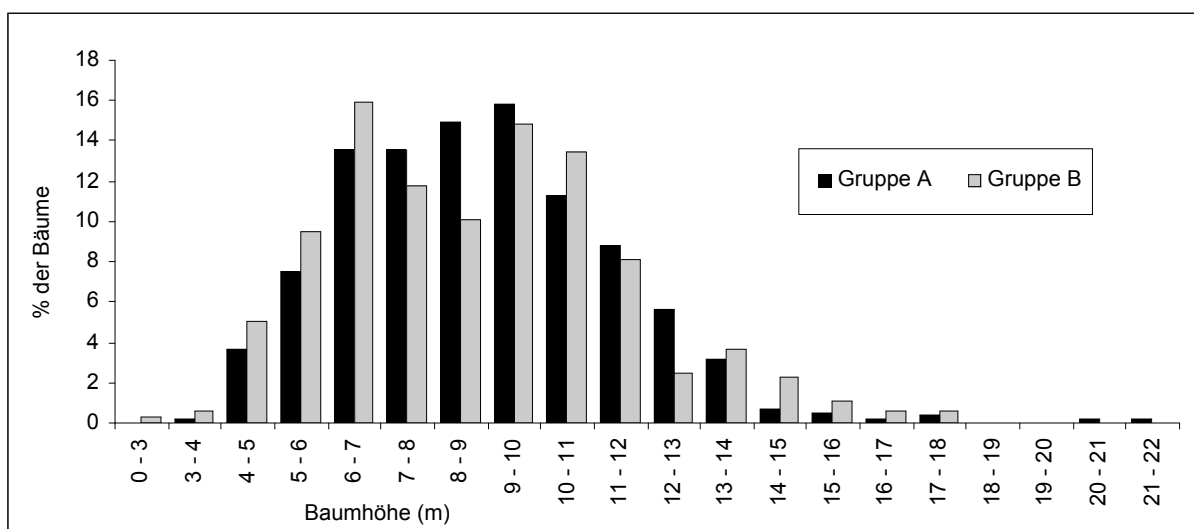


Abb. 3.14: Prozentuale Verteilung der in Wohngebiet A bzw. B vermessenen Bäume (UBH  $\geq 30$  cm) auf 1m-Höhenklassen (Klassenbreite jeweils inklusive unterer und exklusive oberer Klassengrenze).

### 3.3.1.2.2 Floristische Zusammensetzung

#### 3.3.1.2.2.1 Artenliste

Die auf den zehn Untersuchungsflächen erfaßten 809 Bäume gehörten 27 Arten aus 15 Familien an (s. Tab. 3.3). Bis auf einen Vertreter der Gattung *Mallotus* aus der Familie der Euphorbiaceae konnten alle Spezies vollständig identifiziert werden. Der Shannon-Index lag mit einem Wert von 2,37 in einem mittleren Bereich, d.h. der Artenreichtum im Habitat ist als durchschnittlich zu charakterisieren.

Tab. 3.3: Liste der auf den zehn Untersuchungsflächen bzw. in Wohngebiet A und B vorgefundenen 27 Baumarten und ihre Familienzugehörigkeit.

Familie	Art	Lokalname	A	B
Burseraceae	<i>Protium javanica</i>	Trenggulun		x
Caesalpiniaceae	<i>Cassia fistula</i>	Trenguli	x	
Combretaceae	<i>Terminalia microcarpa</i>	Klomprit	x	x
Euphorbiaceae	<i>Antidesma ghesambilla</i>	Boni		x
	<i>Bridelia monaica</i>	Suli	x	x
	<i>Croton argyratus</i>	Putihan	x	x
	<i>Excoecaria agallocha</i>	Buta-Buta	x	
	<i>Glochidion rubrum</i>	Berasan	x	x
	<i>Mallotus sp.</i>	Kapasan	x	x
	<i>Phyllanthus emblica</i>	Kalimoko	x	x
Fabaceae	<i>Dalbergia latifolia</i>	Sonokeling	x	
Loganiaceae	<i>Strychnos lucida</i>	Kayu Pahit	x	
Malvaceae	<i>Thespesia populnea</i>	Waru Laut	x	x
Meliaceae	<i>Azadirachta indica</i>	Interan	x	
Mimosaceae	<i>Acacia leucophloea</i>	Pilang	x	
	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Tekik	x	x
Moraceae	<i>Ficus microcarpa</i>	Apak	x	x
	<i>Streblus asper</i>	Serut	x	x
Santalaceae	<i>Exocarpus latifolia</i>	Malaman	x	x
Sapindaceae	<i>Allophylus cobbe</i>	Paseh	x	x
	<i>Erioglossum rubiginosum</i>	Kilayu	x	
	<i>Schleichera oleosa</i>	Kesambi	x	x
Sterculiaceae	<i>Kleinhovia hospita</i>	Timo	x	x
Tiliaceae	<i>Grewia celtidifolia</i>	Trengganyungan	x	x
	<i>Grewia koordersiana</i>	Talok	x	x
	<i>Schoutenia ovata</i>	Walikukun	x	x
Verbenaceae	<i>Vitex pinnata</i>	Laban	x	x
<b>Gesamt: 15</b>	<b>27</b>		<b>14 / 25</b>	<b>11 / 20</b>

Nicht alle der 27 Baumarten waren in beiden Wohngebieten bzw. den entsprechenden 'Plots' vertreten (vgl. Tab. 3.3). So fehlten in Gebiet A *Antidesma ghesambilla* (Euphorbiaceae) sowie *Protium javanica* und damit die gesamte Familie der Burseraceae, in Gebiet B *Excoecaria agallocha* (Euphorbiaceae), *Acacia leucophloea* (Mimosaceae), *Erioglossum rubiginosum* (Sapindaceae) sowie mit *Cassia fistula* die Caesalpiniaceae, mit *Dalbergia latifolia* die Fabaceae, mit *Strychnos lucida* die Loganiaceae und mit *Azadirachta indica* die Meliaceae. In Wohngebiet A wurden also insgesamt 25 Baumarten aus 14 Familien, in Wohngebiet B 20 Arten aus 11 Familien erfasst. Dies bedeutet zwar nicht unbedingt, dass die jeweils abgängigen Arten tatsächlich im *gesamten* 'home-

range' A bzw. B fehlten (so wurden bis zum Ende der Studie in A jeweils zwei Exemplare von *Antidesma ghesambilla* und *Protium javanica*, in B einige Vertreter von *Azadirachta indica* und *Dalbergia latifolia* bekannt), doch spielten sie im Gesamtgefüge eine eher unbedeutende Rolle.

Neben den 27 Arten gab es im Untersuchungsgebiet noch 16 weitere Baumspezies, die durch die Vegetationsanalyse nicht erfasst wurden (s. Tab. 3.4). Vier davon (*Cassia surattensis*, *Euphorbia plumierioides*, *Meyna grisea* und *Micromelum minutum*) wuchsen zu dünnstämmig, um das Kriterium des Mindestumfangs von 30 cm zu erfüllen. Die restlichen zwölf waren sehr selten und meist nur durch ein oder zwei Individuen vertreten, so dass sie auch bei einer Vergrößerung des Minimalareals wohl kaum wären registriert worden. Dies ist auch der Sättigungskurve in Abbildung 3.15 zu entnehmen. Nach einer Analyse von nur 0,95 ha, d.h. von nur 39,75% der Gesamtfläche (2,39 ha), waren bereits 25, d.h. 92,59% der insgesamt 27 Baumarten erfasst worden. Die restlichen beiden Arten kamen erst nach weiteren 0,71 ha bzw. 0,49 ha hinzu.

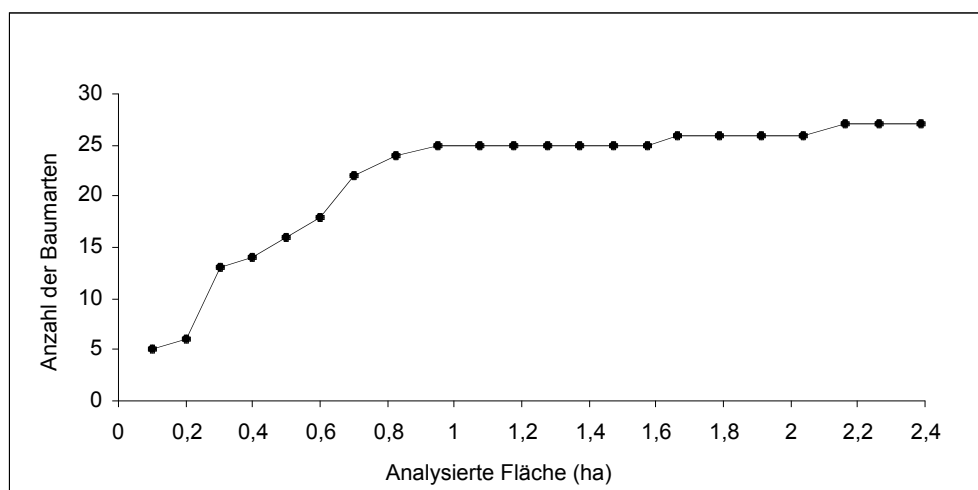


Abb. 3.15: Art-Arealkurve für die durch die zehn 'Plots' (Gesamtfläche: 2,39 ha) erfassten 27 Baumarten.

In Tabelle 3.4 sind außer den zusätzlichen 16 Baumspezies einige der am häufigsten angetroffenen Lianen- und Straucharten aufgelistet. Der stellenweise sehr dichte Unterwuchs wurde vor allem durch die Strauchart *Lantana camara* (Verbenaceae) sowie die Lianen *Azima sarmentosa* (Salvadoraceae), *Capparis sepiaria* (Capparidaceae), *Cardiospermum halicacabum* (Sapindaceae) und *Paramignya trimera* (Rutaceae) geprägt.

Insgesamt wurden damit 55 Holzpflanzenarten aus 25 Familien bestimmt. Davon wuchsen 43 baum-, zwei strauch- und zehn lianenförmig. Die Identifizierung der Kletterpflanzen erwies sich z.T. als schwierig, weshalb drei von zehn nur auf Gattungsebene eingeordnet werden konnten.

Tab. 3.4: Weitere Holzpflanzenarten im Untersuchungsgebiet.

Familie	Art	Lokalname	Wuchsform
Annonaceae	<i>Uvaria rufa</i>	Kalak	Liane
Apocynaceae	<i>Alstonia scholaris</i>	Pule	Baum
Asclepiadaceae	<i>Marsdenia sp.</i>	Bun A	Liane
	<i>Secamone elliptica</i>	---	Liane
Caesalpiniaceae	<i>Cassia surattensis</i>	Kembang Kuning	Baum
Capparidaceae	<i>Capparis sepiaria</i>	Kayu Tujuh	Liane
	<i>Crataeva odorata</i>	Laban-Labanan	Baum
Convolvulaceae	<i>Porana volubilis</i>	Bun Dingin	Liane
Euphorbiaceae	<i>Croton sp.</i>	Bun B	Liane
	<i>Euphorbia plumierioides</i>	Kamboja Alas	Baum
Fabaceae	<i>Derris sp.</i>	---	Liane
	<i>Pongamia pinnata</i>	Kemyere Laut	Baum
Flacourtiaceae	<i>Flacourtia indica</i>	Rukam	Baum
	<i>Homalium tomentosum</i>	Kejimas	Baum
Moraceae	<i>Ficus callosa</i>	Kaliombo	Baum
	<i>Ficus glabella</i>	Loa	Baum
	<i>Ficus superba</i>	Kresek	Baum
	<i>Ficus tinctoria</i>	Delta Ficus	Baum
Rubiaceae	<i>Guettarda speciosa</i>	Brogondolo	Baum
	<i>Meyna grisera</i>	---	Baum
Rutaceae	<i>Clausea harmandiana</i>	Pangkal Buaya	Baum
	<i>Micromelum minutum</i>	Kayu Makassar	Baum
	<i>Paramignya trimera</i>	Jerukan	Liane
Salvadoraceae	<i>Azima sarmentosa</i>	Palit Nyawon	Liane
Sapindaceae	<i>Cardiospermum halicacabum</i>	Parian Hutan	Liane
Ulmaceae	<i>Celtis wightii</i>	Kiteja	Baum
Verbenaceae	<i>Callicarpa longifolia</i>	---	Strauch
	<i>Lantana camara</i>	Krasi	Strauch

Die weiteren Ergebnisse beziehen sich ausschließlich auf die durch die Vegetationsanalyse erfaßten 27 Baumarten von Tabelle 3.3.

### 3.3.1.2.2 Beschreibung der 27 Baumarten

Tabelle 3.5 gibt eine Übersicht über die mittleren Abmessungen der 27 Baumarten. Die insgesamt häufigste Spezies im Studiengebiet, *Schoutenia ovata* aus der Familie der Tiliaceae, war ein relativ dünnstämmiger, hochwüchsiger Baum. Ihr mittlerer Stammdurchmesser lag 2,37 cm unter, ihre Höhe knapp zwei Meter über dem Durchschnitt aller Spezies. Typisch für diese Art war außerdem die V-förmige (umgekehrt-kegelförmige), schlanke Wuchsform der Krone, die im Mittel einen Durchmesser von 4,82 m aufwies und damit 78 cm weniger als der des Gesamtdurchschnittes betrug. Dementsprechend ergaben sich auch für die Kronenfläche und v.a. das Kronenvolumen relativ kleine Werte, was besonders deutlich wird, wenn man sie mit der zweithäufigsten Art, *Grewia koordersiana*, ebenfalls aus der Familie der Tiliaceae, vergleicht. Diese Exemplare zeichneten sich durch sehr ausladende, kugelförmige Kronen aus, die im Durchschnitt ein gut zehn mal größeres Volumen als *Schoutenia ovata* erreichten und damit ein sehr imposantes Erscheinungsbild abgaben. Weitere, durch ihre voluminöse Wuchsform auffallende Baumarten im Studiengebiet

waren *Schleichera oleosa* (Sapindaceae), *Vitex pinnata* (Verbenaceae), *Thespesia populnea* (Malvaceae), *Albizzia lebbekoides* (Mimosaceae) und *Ficus microcarpa* (Moraceae). Die Malvenart *Thespesia populnea* zeigte besonders stattliche Dimensionen in Dickenwachstum und Flächenausdehnung: mit durchschnittlich 34,78 cm besaß sie den größten Stammdurchmesser, mit durchschnittlich 9,19 m die breiteste Krone aller Arten. Im Mittel beschattete ein *Thespesia populnea* Baum eine Bodenfläche von 67,31 m<sup>2</sup>. Die größten Wuchshöhen dagegen erreichten die Baumarten *Albizzia lebbekoides* und *Ficus microcarpa* mit durchschnittlich 13,51 m bzw. 9,98 m.

Tab. 3.5: Metrische Daten (Mittelwerte) der 27 Baumarten (geordnet nach der Häufigkeit ihres Auftretens). DBH: Stammdurchmesser, KD: Kronendurchmesser, KH: Kronenhöhe, KF: Kronenfläche, KV: Kronenvolumen.

Art	n	DBH (cm)	Höhe (m)	KD (m)	KH (m)	KF (m <sup>2</sup> )	KV (m <sup>3</sup> )
<i>Schoutenia ovata</i>	218	13,70	9,71	4,82	4,67	19,86	33,37
<i>Grewia koordersiana</i>	131	18,47	9,75	7,77	4,85	52,55	369,04
<i>Bridelia monaica</i>	101	13,33	7,18	4,93	3,57	21,37	84,04
<i>Vitex pinnata</i>	71	21,57	8,88	6,64	4,34	40,40	265,95
<i>Phyllanthus emblica</i>	57	14,82	6,87	4,67	3,39	18,89	45,65
<i>Kleinhovia hospita</i>	51	16,61	8,54	5,83	3,94	30,09	180,53
<i>Schleichera oleosa</i>	35	22,42	8,24	7,51	5,53	53,84	491,99
<i>Streblus asper</i>	32	13,42	5,39	4,34	2,99	15,70	64,69
<i>Albizzia lebbekoides</i>	22	22,38	13,51	8,22	7,78	61,29	198,43
<i>Ficus microcarpa</i>	21	19,61	9,98	7,31	5,80	48,07	457,95
<i>Exocarpus latifolia</i>	12	12,07	7,63	3,67	5,52	11,10	61,99
<i>Glochidion rubrum</i>	11	13,66	7,79	4,91	3,58	19,80	25,49
<i>Mallotus</i> sp.	8	13,89	7,79	5,19	3,76	22,85	84,97
<i>Terminalia microcarpa</i>	5	14,58	9,50	6,50	6,12	35,79	224,21
<i>Dalbergia latifolia</i>	4	15,52	8,88	5,13	5,18	21,25	143,68
<i>Thespesia populnea</i>	4	34,78	8,68	9,19	5,00	67,31	446,89
<i>Cassia fistula</i>	4	12,10	7,38	4,69	3,70	17,63	87,87
<i>Croton argyratus</i>	4	10,03	6,90	5,00	3,40	20,25	45,59
<i>Grewia celtidifolia</i>	3	20,69	8,27	6,92	3,97	38,76	209,80
<i>Antidesma ghesambilla</i>	3	12,63	7,50	3,50	3,40	9,85	49,84
<i>Protium javanica</i>	3	14,96	6,83	5,67	4,50	27,36	194,69
<i>Allophylus cobbe</i>	3	11,35	6,77	5,58	2,50	25,84	20,44
<i>Excoecaria agallocha</i>	2	14,32	7,35	4,88	5,40	19,27	112,75
<i>Erioglossum rubiginosum</i>	1	16,87	7,80	6,25	3,50	30,68	143,17
<i>Strychnos lucida</i>	1	9,55	6,60	3,75	3,60	11,04	39,76
<i>Acacia leucophloea</i>	1	14,64	5,50	4,75	1,50	17,72	17,72
<i>Azadirachta indica</i>	1	15,92	5,30	3,50	3,50	9,62	44,90
<b>Mittelwert über alle Arten (n=27)</b>		<b>16,07</b>	<b>7,94</b>	<b>5,60</b>	<b>4,26</b>	<b>28,45</b>	<b>153,53</b>
<b>M.w. über alle Individuen (n=809)</b>		<b>16,23</b>	<b>8,76</b>	<b>5,81</b>	<b>4,45</b>	<b>31,18</b>	<b>167,72</b>

*Ficus microcarpa* gehört zu den Würgefeigen. Diese Arten keimen als Epiphyten in der Astgabel eines Trägerbaumes und bilden zunächst nur einen kleinen Sproß, aber eine lange, rasch zu Boden wachsende Wurzel aus, die den Phorophytenstamm netzförmig umschlingt. Erst wenn die Wurzel den Boden erreicht, wächst der Sproß heran; gleichzeitig verdicken sich die Wurzeln immer mehr und verhindern das sekundäre Dickenwachstum des Tragbaumes, der dadurch langsam

erwürgt wird. Schließlich wächst das Wurzelnetzwerk des Würgers zu einem richtigen Stamm zusammen. Die Würgebäume können, wie auch in dem hier untersuchten Habitat, beträchtliche Dimensionen erreichen. Die meisten Baumarten im Studiengebiet aber waren relativ kleine, schmale Holzpflanzen, so z.B. auch die dritthäufigste Spezies *Bridelia monaica*, eine Euphorbiaceae. Auffällig an dieser Art war ihre z.T. eigentümliche Wuchsform: neben normalen, typisch baumförmigen Exemplaren gab es im Habitat auch Vertreter mit schräg, manchmal parallel zum Boden wachsenden Stämmen und Hauptästen, woraus sich zahlreiche, senkrecht nach oben strebende Triebe entwickelten. Dieses Erscheinungsbild zeigte *Bridelia monaica* v.a. in Gebieten mit dichtem Unterwuchs, während die Normalform eher an lichten Stellen anzutreffen war. *Bridelia monaica* scheint also in der Lage, auch unter ungünstigen Lichtverhältnissen, wie sie auf stark bewachsenen Böden vorherrschen, zu keimen und zu gedeihen, indem sie 'auf Umwegen' ans Licht gelangt, und damit in Bereiche vorzudringen, die manche andere Baumart kaum erfolgreich zu besiedeln vermag.

Die Abmessungen derjenigen Arten, die nur durch wenige Individuen vertreten waren, spiegeln nicht immer die für diese Baumart charakteristische Gestalt wider. Dies wurde an einigen außerhalb der 'Plots' bzw. des Untersuchungsgebietes zusätzlich angetroffenen Exemplaren deutlich. So z.B. konnte *Acacia leucophloea*, ein typischer Savannenbaum, im ausgewachsenen Zustand sehr große Höhe erreichen. *Grewia celtidifolia* dagegen besaß in der Regel keine ganz so kräftigen Stämme wie durch die Vegetationsanalyse ermittelt wurde, sondern wies ein ähnliches Dickenwachstum wie die nah verwandte Art *Grewia koordersiana* auf.

### 3.3.1.2.2.3 Importanzwerte

Es werden zunächst wieder die Ergebnisse der Gesamtanalyse dargestellt und anschließend auf die zwischen den Wohngebieten vorgefundenen Unterschiede eingegangen.

#### Gesamtanalyse: Pflanzenarten

Die Ergebnisse zur Einstufung der Bedeutung der 27 Baumarten sind in Tabelle 3.6 zusammengefaßt. In jeder Importanzwert-Klasse werden die Arten ihren absoluten (jeweils linke Spalte) bzw. relativen Werten (jeweils rechte Spalte) nach in absteigender Rangfolge aufgelistet.

#### a) Abundanz

Wie bereits aus Tabelle 3.5 hervorging, gab es in der Häufigkeit des Auftretens der Arten starke Unterschiede. Die verbreitetste Spezies im Untersuchungsgebiet war *Schoutenia ovata*, der allein 218, d.h. 26,95% aller 809 Individuen angehörten, womit sie eine Dichte von 91,21 Stämmen/ha erreichte. Auf Platz zwei folgte in einigem Abstand mit 131 Exemplaren (16,19%) *Grewia koordersiana*, Rang drei bildete mit 101 (12,48%) Vertretern *Bridelia monaica* (Euphorbiaceae). Weitere noch relativ häufige Arten waren *Vitex pinnata* (71 Individuen, 8,78%), *Phyllanthus emblica* (57 Individuen, 7,05%) und *Kleinhovia hospita* (51 Individuen, 6,30%).

Tab. 3.6: Absolute und relative Importanzwerte der 27 Baumarten. R: Rangplatz, IP: 'Importance Percentage', IP-KV: 'Importance Percentage' basierend auf Kronenvolumen.

a) Abundanz				b) SKF-Dominanz				c) KV-Dominanz			
R	Art	n	%	R	Art	cm <sup>2</sup>	%	R	Art	m <sup>3</sup>	%
1.	<i>Schoutenia ovata</i>	218	26,95	1.	<i>Grewia koordersiana</i>	39382,49	19,57	1.	<i>Grewia koordersiana</i>	48343,61	35,63
2.	<i>Grewia koordersiana</i>	131	16,19	2.	<i>Schoutenia ovata</i>	34809,57	17,29	2.	<i>Vitex pinnata</i>	18882,67	13,92
3.	<i>Bridelia monaica</i>	101	12,48	3.	<i>Vitex pinnata</i>	30956,35	15,38	3.	<i>Schleichera oleosa</i>	17219,63	12,69
4.	<i>Vitex pinnata</i>	71	8,78	4.	<i>Schleichera oleosa</i>	20012,86	9,94	4.	<i>Ficus microcarpa</i>	9617,03	7,09
5.	<i>Phyllanthus emblica</i>	57	7,05	5.	<i>Bridelia monaica</i>	14951,89	7,43	5.	<i>Kleinhovia hospita</i>	9206,90	6,79
6.	<i>Kleinhovia hospita</i>	51	6,30	6.	<i>Kleinhovia hospita</i>	12109,62	6,02	6.	<i>Bridelia monaica</i>	8487,84	6,26
7.	<i>Schleichera oleosa</i>	35	4,33	7.	<i>Phyllanthus emblica</i>	11638,52	5,78	7.	<i>Schoutenia ovata</i>	7273,61	5,36
8.	<i>Streblus asper</i>	32	3,96	8.	<i>Albizia lebbekoides</i>	10117,24	5,03	8.	<i>Albizia lebbekoides</i>	4365,35	3,22
9.	<i>Albizia lebbekoides</i>	22	2,72	9.	<i>Ficus microcarpa</i>	7332,59	3,64	9.	<i>Phyllanthus emblica</i>	2601,95	1,92
10.	<i>Ficus microcarpa</i>	21	2,60	10.	<i>Streblus asper</i>	4759,77	2,36	10.	<i>Streblus asper</i>	2070,11	1,53
11.	<i>Exocarpus latifolia</i>	12	1,48	11.	<i>Thespesia populnea</i>	4490,00	2,23	11.	<i>Thespesia populnea</i>	1787,54	1,32
12.	<i>Glochidion rubrum</i>	11	1,36	12.	<i>Glochidion rubrum</i>	1732,08	0,86	12.	<i>Terminalia microcarpa</i>	1121,06	0,83
13.	<i>Mallotus sp.</i>	8	0,99	13.	<i>Exocarpus latifolia</i>	1440,43	0,72	13.	<i>Exocarpus latifolia</i>	743,86	0,55
14.	<i>Terminalia microcarpa</i>	5	0,62	14.	<i>Mallotus sp.</i>	1330,14	0,66	14.	<i>Mallotus sp.</i>	679,78	0,50
15.	<i>Cassia fistula</i>	4	0,49	15.	<i>Terminalia microcarpa</i>	1108,12	0,55	15.	<i>Grewia celtidifolia</i>	629,40	0,46
15.	<i>Croton argyratus</i>	4	0,49	16.	<i>Grewia celtidifolia</i>	1104,30	0,55	16.	<i>Protium javanica</i>	584,07	0,43
15.	<i>Dalbergia latifolia</i>	4	0,49	17.	<i>Dalbergia latifolia</i>	923,18	0,46	17.	<i>Dalbergia latifolia</i>	574,73	0,42
15.	<i>Thespesia populnea</i>	4	0,49	18.	<i>Protium javanica</i>	596,27	0,30	18.	<i>Cassia fistula</i>	351,47	0,26
16.	<i>Allophylus cobbe</i>	3	0,37	19.	<i>Cassia fistula</i>	464,89	0,23	19.	<i>Glochidion rubrum</i>	280,38	0,21
16.	<i>Antidesma ghesambilla</i>	3	0,37	20.	<i>Antidesma ghesambilla</i>	388,74	0,19	20.	<i>Excoecaria agallocha</i>	225,50	0,17
16.	<i>Grewia celtidifolia</i>	3	0,37	21.	<i>Excoecaria agallocha</i>	338,20	0,17	21.	<i>Croton argyratus</i>	182,36	0,13
16.	<i>Protium javanica</i>	3	0,37	22.	<i>Croton argyratus</i>	316,56	0,16	22.	<i>Antidesma ghesambilla</i>	149,53	0,11
17.	<i>Excoecaria agallocha</i>	2	0,25	23.	<i>Allophylus cobbe</i>	306,29	0,15	23.	<i>Erioglossum rubiginosum</i>	143,17	0,11
18.	<i>Acacia leucophloea</i>	1	0,12	24.	<i>Erioglossum rubiginosum</i>	223,53	0,11	24.	<i>Allophylus cobbe</i>	61,32	0,05
18.	<i>Azadirachta indica</i>	1	0,12	25.	<i>Azadirachta indica</i>	198,94	0,10	25.	<i>Azadirachta indica</i>	44,90	0,03
18.	<i>Erioglossum rubiginosum</i>	1	0,12	26.	<i>Acacia leucophloea</i>	168,39	0,08	26.	<i>Strychnos lucida</i>	39,76	0,03
18.	<i>Strychnos lucida</i>	1	0,12	27.	<i>Strychnos lucida</i>	71,62	0,04	27.	<i>Acacia leucophloea</i>	17,72	0,01
		809	100			201272,59	100			135685,26	100
d) Frequenz				e) IP			f) IP-KV				
R	Art	n	%	R	Art	%	R	Art	%		
1.	<i>Bridelia monaica</i>	10	8,85	1.	<i>Schoutenia ovata</i>	17,70	1.	<i>Grewia koordersiana</i>	19,93		
1.	<i>Schoutenia ovata</i>	10	8,85	2.	<i>Grewia koordersiana</i>	14,57	2.	<i>Schoutenia ovata</i>	13,72		
2.	<i>Grewia koordersiana</i>	9	7,96	3.	<i>Vitex pinnata</i>	10,12	3.	<i>Vitex pinnata</i>	9,63		
3.	<i>Schleichera oleosa</i>	8	7,08	4.	<i>Bridelia monaica</i>	9,59	4.	<i>Bridelia monaica</i>	9,20		
4.	<i>Albizia lebbekoides</i>	7	6,19	5.	<i>Schleichera oleosa</i>	7,12	5.	<i>Schleichera oleosa</i>	8,03		
4.	<i>Exocarpus latifolia</i>	7	6,19	6.	<i>Phyllanthus emblica</i>	6,05	6.	<i>Kleinhovia hospita</i>	4,95		
4.	<i>Vitex pinnata</i>	7	6,19	7.	<i>Kleinhovia hospita</i>	4,70	7.	<i>Phyllanthus emblica</i>	4,76		
5.	<i>Glochidion rubrum</i>	6	5,31	8.	<i>Albizia lebbekoides</i>	4,65	8.	<i>Ficus microcarpa</i>	4,70		
5.	<i>Mallotus sp.</i>	6	5,31	9.	<i>Ficus microcarpa</i>	3,55	9.	<i>Albizia lebbekoides</i>	4,04		
5.	<i>Phyllanthus emblica</i>	6	5,31	10.	<i>Streblus asper</i>	3,29	10.	<i>Streblus asper</i>	3,01		
6.	<i>Ficus microcarpa</i>	5	4,42	11.	<i>Exocarpus latifolia</i>	2,80	11.	<i>Exocarpus latifolia</i>	2,74		
7.	<i>Streblus asper</i>	4	3,54	12.	<i>Glochidion rubrum</i>	2,51	12.	<i>Glochidion rubrum</i>	2,29		
8.	<i>Allophylus cobbe</i>	3	2,65	13.	<i>Mallotus sp.</i>	2,32	13.	<i>Mallotus sp.</i>	2,27		
8.	<i>Cassia fistula</i>	3	2,65	14.	<i>Terminalia microcarpa</i>	1,27	14.	<i>Terminalia microcarpa</i>	1,37		
8.	<i>Croton argyratus</i>	3	2,65	15.	<i>Thespesia populnea</i>	1,20	15.	<i>Grewia celtidifolia</i>	1,16		
8.	<i>Grewia celtidifolia</i>	3	2,65	16.	<i>Grewia celtidifolia</i>	1,19	16.	<i>Cassia fistula</i>	1,14		
8.	<i>Terminalia microcarpa</i>	3	2,65	17.	<i>Cassia fistula</i>	1,13	17.	<i>Croton argyratus</i>	1,09		
9.	<i>Antidesma ghesambilla</i>	2	1,77	18.	<i>Croton argyratus</i>	1,10	18.	<i>Allophylus cobbe</i>	1,02		
9.	<i>Dalbergia latifolia</i>	2	1,77	19.	<i>Allophylus cobbe</i>	1,06	19.	<i>Thespesia populnea</i>	0,90		
9.	<i>Kleinhovia hospita</i>	2	1,77	20.	<i>Dalbergia latifolia</i>	0,91	20.	<i>Dalbergia latifolia</i>	0,90		
10.	<i>Acacia leucophloea</i>	1	0,88	21.	<i>Antidesma ghesambilla</i>	0,78	21.	<i>Antidesma ghesambilla</i>	0,75		
10.	<i>Azadirachta indica</i>	1	0,88	22.	<i>Protium javanica</i>	0,52	22.	<i>Protium javanica</i>	0,56		
10.	<i>Erioglossum rubiginosum</i>	1	0,88	23.	<i>Excoecaria agallocha</i>	0,43	23.	<i>Excoecaria agallocha</i>	0,43		
10.	<i>Excoecaria agallocha</i>	1	0,88	24.	<i>Erioglossum rubiginosum</i>	0,37	24.	<i>Erioglossum rubiginosum</i>	0,37		
10.	<i>Protium javanica</i>	1	0,88	25.	<i>Azadirachta indica</i>	0,37	25.	<i>Azadirachta indica</i>	0,35		
10.	<i>Strychnos lucida</i>	1	0,88	26.	<i>Acacia leucophloea</i>	0,36	26.	<i>Strychnos lucida</i>	0,35		
10.	<i>Thespesia populnea</i>	1	0,88	27.	<i>Strychnos lucida</i>	0,35	27.	<i>Acacia leucophloea</i>	0,34		
		113	100			100			100		

Damit gehörten 77,75% aller Bäume insgesamt sechs Spezies an. Die restlichen 21 Arten hatten alle eine relative Dichte von weniger als 5%, 15 davon lagen sogar unter 1%. 13 der 27 Baumarten waren durch weniger als fünf Individuen, vier Baumarten nur durch ein Exemplar vertreten.

#### b) und c) Dominanz

Zunächst sei die Stammkreisfläche als Maß für die von den Baumarten gestellte Biomasse betrachtet (Tab. 3.6b). Insgesamt summierten sich die Querschnittsflächen aller vermessenen Exemplare auf gut 20 m<sup>2</sup> (201272,59 cm<sup>2</sup>) und bedeckten damit weniger als 0,10% der untersuchten Fläche (2,39 ha = 23900 m<sup>2</sup>). Dabei kam *Grewia koordersiana* die größte Bedeutung zu. Sie erreichte einen absoluten Wert von 39382,49 cm<sup>2</sup>, was 19,57% der Gesamt-SKF aller Arten entsprach. An zweiter Stelle stand *Schoutenia ovata* mit einer relativen SKF-Dominanz von 17,29%, gefolgt von *Vitex pinnata* mit 15,38% und *Schleichera oleosa* mit 9,94%. Diese vier Arten vereinigten knapp zwei Drittel (62,18% bzw. 12,52 m<sup>2</sup>) der SKF-Summe des Waldes. Weitere drei Spezies besaßen noch eine relative SKF-Dominanz von mehr als 5%: *Bridelia monaica* (7,43%), *Kleinhovia hospita* (6,02%) und *Phyllanthus emblica* (5,78%), während 16 der verbleibenden 20 Baumarten weniger als 1% zur Gesamt-SKF beitrugen.

Nur drei der sieben dominantesten Arten, d.h. *Grewia koordersiana*, *Vitex pinnata* und *Schleichera oleosa*, waren ausgesprochen dickstämmige Spezies, während *Schoutenia ovata*, *Bridelia monaica* und *Phyllanthus emblica* sogar einen kleineren Stammdurchmesser als der Gesamtdurchschnitt aufwiesen (vgl. Tab. 3.5). Trotzdem übertrafen diese schmalwüchsigen Arten im SKF-Wert andere, weitaus voluminösere Baumarten im Studiengebiet, was an ihren hohen Abundanzwerten liegt. Die sieben dominantesten Arten waren gleichzeitig auch die sieben häufigsten Arten, wenn auch in anderer Reihenfolge: *Schoutenia ovata*, *Bridelia monaica* und *Phyllanthus emblica* fallen von Rang 1, 3 bzw. 5 der Abundanz-Skala auf Platz 2, 5 bzw. 7 der Dominanz-Skala, *Grewia koordersiana*, *Vitex pinnata* und *Schleichera oleosa* dagegen steigen von Rang 2, 4 bzw. 7 auf Platz 1, 3 bzw. 4 auf (vgl. Tab 3.6a und b). *Kleinhovia hospita* nimmt bei beiden Importanzwerten Rang 6 ein. Eine nennenswerte Veränderung in den unteren Reihen ist der Aufstieg der im Dickenwachstum mächtigsten, aber durch nur vier Individuen vertretenen Art *Thespesia populnea* von Platz 15 der Abundanz-Skala auf Rang 11 der SKF-Dominanz-Skala.

Wird als Dominanzwert das Kronenvolumen herangezogen (Tab. 3.6c), so ergeben sich folgende Verhältnisse: Wieder, diesmal mit großem Abstand, dominiert *Grewia koordersiana*. Ihre ausladenden Kronen umfassten insgesamt 48343,61 m<sup>3</sup>, und trugen damit mehr als ein Drittel (35,63%) zum Gesamtvolumen von 135685,26 m<sup>3</sup> bei. *Vitex pinnata* erreichte als zweite Art 18882,67 m<sup>3</sup> (13,92%), dicht gefolgt von *Schleichera oleosa* mit 17219,63 m<sup>3</sup> (12,69%). An vierter Stelle lag *Ficus microcarpa*, worauf 7,09% (9617,03 m<sup>3</sup>) des Gesamt-Kronenvolumens entfielen. Die Feigenart war zwar nur durch 21 Individuen vertreten, doch besaß sie wie die ersten drei Arten ausgedehnte, kugelförmige Kronen (vgl. Tab. 3.5), die einen nicht unerheblichen Anteil an der Gesamtbio­masse des Waldes ausmachten. Platz 5 nahm *Kleinhovia hospita* ein (6,79%), Platz 6 *Bri-*



*delia monaica* (6,26%). *Bridelia monaica* hatte ein relativ kleines mittleres Kronenvolumen (84,04 m<sup>3</sup>; im Vergleich dazu z.B. *Grewia koordersiana*: 369,04 m<sup>3</sup>, vgl. Tab. 3.5), doch verlieh ihr ihr hoher Abundanzwert letztendlich auch hier eine relativ dominante Position. *Schoutenia ovata*, die häufigste und, bezogen auf die SKF, zweitdominanteste Art, rangiert nur mehr auf Platz 7. Ihre in ihrer räumlichen Ausdehnung begrenzten V-förmigen Kronen trugen insgesamt 5,36% zum Gesamtwert bei. Wieder lagen 16 der verbleibenden 20 Spezies unter einem relativen Wert von 1%. Es handelte sich dabei um dieselben Arten wie bei der SKF-Dominanz.

Im Vergleich zu der bei der SKF-Dominanz vorliegenden Rangfolge haben sich also einige wichtige Veränderungen in der Einstufung der Bedeutung ergeben. Davon sind v.a. die Arten *Schoutenia ovata*, *Ficus microcarpa* und, wenn auch in geringerem Ausmaß, *Phyllanthus emblica* betroffen. Besitzen die Bäume sehr unterschiedliche Kronenformen, dann ist das Dickenwachstum allein also kein ausreichender Anhaltspunkt, um die gesamte räumliche Ausdehnung und damit die Biomasse einer Baumart zu erfassen.

#### d) Frequenz

Trotz der relativ geringen Anzahl von zehn Aufnahmeflächen war der Frequenzwert geeignet, zwischen den Arten zu differenzieren (s. Tab. 3.6d). Nur zwei Arten, *Schoutenia ovata* und *Bridelia monaica* waren auf allen zehn Flächen vertreten. *Grewia koordersiana* war zwar auf neun 'Plots' anzutreffen, doch kam sie nur im Nordosten des Studiengebietes besonders häufig vor, was für die Nahrungsökologie der Languren eine Rolle spielte (s. Kap. 4.3). *Schleichera oleosa* stand auf acht, *Vitex pinnata*, *Albizzia lebbekoides* und *Exocarpus latifolia* befanden sich auf insgesamt sieben und *Phyllanthus emblica*, *Glochidion rubrum* und *Mallotus* sp. auf sechs der botanischen Aufnahmeflächen. Die restlichen 17 Arten waren in fünf oder weniger 'Plots' vertreten.

Vergleicht man die absolute Frequenzen mit den absoluten Abundanzen, so lassen sich bestimmte Verteilungsmuster erkennen. So neigte z.B. *Kleinhovia hospita* zu geklumpstem Auftreten: die 51 Individuen waren auf nur zwei Aufnahmeflächen anzutreffen. *Streblus asper* zeigte eine ähnliche Tendenz (32 Individuen auf 4 'Plots'). Das Vorkommen dieser beiden Spezies beschränkte sich auf das große Becken im Nordosten des Untersuchungsgebietes. *Exocarpus latifolia*, *Glochidion rubrum* und *Mallotus* sp. dagegen waren mit relativ wenigen Individuen (zwölf, elf bzw. acht) auf relativ vielen 'Plots' (sieben bzw. sechs) vertreten und damit eher gleichmäßig im Habitat verteilt.

#### e) und f) 'Importance Percentage'

Der 'Importance Percentage' berücksichtigt alle drei Importanzwerte und ist daher am besten zur Einstufung der Bedeutung der Baumarten im Habitat geeignet. Fließt als Dominanzgröße das Dickenwachstum, also die Stammkreisfläche ein, so kommt man zu folgendem Ergebnis (Tab 3.6e): Mit 17,70%, d.h. knapp einem Fünftel aller erreichbaren Prozentpunkte lag *Schoutenia ovata* an der Spitze. Die nächstwichtigsten Arten waren *Grewia koordersiana* (14,57%), *Vitex pinnata* (10,12%), *Bridelia monaica* (9,59%), *Schleichera oleosa* (7,12%) und *Phyllanthus emblica* (6,05%).

Die sechs bedeutendsten Arten vereinigten damit 65,14% aller Prozentpunkte auf sich. Alle weiteren Spezies trugen jeweils weniger als 5% zum Gesamt-IP bei.

Wird anstelle der SKF das Kronenvolumen als Maß für die Biomasse in den IP mit einbezogen, so ergibt sich folgendes Bild (Tab. 3.6f): *Grewia koordersiana* wird zur wichtigsten Art im Habitat. Sie erreicht 19,93% aller IP-KV-Punkte. *Schoutenia ovata* findet sich mit 13,72% auf Rang 2 wieder, bleibt also nach wie vor eine der bedeutendsten Spezies im Wald. Auch in der weiteren Rangfolge treten kaum Veränderungen auf: Platz 3, 4 und 5 werden abermals von *Vitex pinnata* (9,63%) *Bridelia monaica* (9,20%) und *Schleichera oleosa* (8,03%) eingenommen, auf Rang 6 liegt diesmal *Kleinhovia hospita* mit 4,95%. Zusammen erreichen die sechs Arten 65,46% des Gesamt-IP-KV. Das restliche Drittel entfällt auf die 21 verbleibenden Arten, die alle jeweils weniger als 5% beitragen.

Die IP-KV - Rangfolge unterscheidet sich also kaum von der des IP. Dies liegt daran, dass die bei den Dominanzwerten vorgefundenen Unterschiede in der Bedeutung einzelner Baumarten im Gesamtbild durch den Einfluß der Abundanz- und Frequenzwerte relativiert werden. So summieren sich letztere bei *Schoutenia ovata* bereits auf 11,93% IP-Punkte, ein Wert, den *Ficus microcarpa* trotz relativ hoher Kronenvolumen-Dominanz nicht einmal als Gesamtergebnis erreicht (IP: 3,55%; IP-KV: 4,70%).

Zusammenfassend lassen sich folgende Aussagen treffen:

1. Sowohl die Einzelwerte als auch die beiden IP-Werte zeigen, dass im Untersuchungsgebiet viele Arten eher unbedeutend waren. Für die Strukturierung des Waldes und die Ausbildung seiner pflanzlichen Biomasse waren im wesentlichen fünf Arten verantwortlich: *Schoutenia ovata*, *Grewia koordersiana*, *Vitex pinnata*, *Bridelia monaica* und *Schleichera oleosa*.
2. Für die Einstufung der Bedeutung einer Baumart hinsichtlich der von ihr erzeugten Biomasse erweist sich das Kronenvolumen als realistischeres Maß als die Stammkreisfläche, da es die gesamte räumliche Ausdehnung eines Baumes besser erfasst.

### Gesamtanalyse: Pflanzenfamilien

Tabelle 3.7 gibt einen Überblick über die Wichtigkeit der 15 Pflanzenfamilien im Habitat.

#### a) Abundanz

Die wichtigsten Arten im Untersuchungsgebiet, *Schoutenia ovata* und *Grewia koordersiana* gehören beide zu den Tiliaceae, weshalb dieser Familie, gemessen an der Individuenzahl, auch die größte Bedeutung zukam. Sie umfaßte insgesamt 352 Individuen, d.h. fast die Hälfte (43,51%) der 809 aufgenommenen Bäume. Ein weiteres Viertel, d.h. 186 bzw. 22,99% aller Exemplare entfielen auf die Euphorbiaceae, auf Platz 3 lagen die Verbenaceae mit 8,78% (71 Individuen). Damit gehörten allein 75,28% aller Bäume drei von 15 Familien an. Die viertwichtigste Familie waren die

Moraceae mit 53 Individuen (6,55%), die Sterculiaceae auf Rang 5 umfassten 51 Exemplare (6,30%). Die verbleibenden zehn Pflanzenfamilien hatten jeweils eine relative Abundanz von weniger als 5%, sieben davon lagen sogar unter 1%, d.h. waren mit 5 oder weniger Individuen vertreten. Die Loganiaceae und Meliaceae stellten jeweils nur ein Exemplar.

Tab. 3.7: Importanzwerte der 15 Familien. R: Rang, IP: 'Importance Percentage', IP-KV: IP nach Kronenvolumen.

a) Abundanz				b) SKF-Dominanz				c) KV-Dominanz			
R	Familie	n	%	R	Familie	cm <sup>2</sup>	%	R	Familie	m <sup>3</sup>	%
1.	Tiliaceae	352	43,51	1.	Tiliaceae	75296,40	37,41	1.	Tiliaceae	56246,60	41,45
2.	Euphorbiaceae	186	22,99	2.	Verbenaceae	30956,35	15,38	2.	Verbenaceae	18882,67	13,92
3.	Verbenaceae	71	8,78	3.	Euphorbiaceae	30696,10	15,25	3.	Sapindaceae	17424,20	12,84
4.	Moraceae	53	6,55	4.	Sapindaceae	20542,70	10,21	4.	Euphorbiaceae	12607,40	9,29
5.	Sterculiaceae	51	6,30	5.	Sterculiaceae	12109,62	6,02	5.	Moraceae	11687,10	8,61
6.	Sapindaceae	39	4,82	6.	Moraceae	12092,40	6,01	6.	Sterculiaceae	9206,90	6,79
7.	Mimosaceae	23	2,84	7.	Mimosaceae	10285,60	5,11	7.	Mimosaceae	4383,10	3,23
8.	Santalaceae	12	1,48	8.	Malvaceae	4490,00	2,23	8.	Malvaceae	1787,54	1,32
9.	Combretaceae	5	0,62	9.	Santalaceae	1440,43	0,72	9.	Combretaceae	1121,06	0,83
10.	Caesalpiniaceae	4	0,49	10.	Combretaceae	1108,12	0,55	10.	Santalaceae	743,86	0,55
10.	Fabaceae	4	0,49	11.	Fabaceae	923,18	0,46	11.	Burseraceae	584,07	0,43
10.	Malvaceae	4	0,49	12.	Burseraceae	596,27	0,30	12.	Fabaceae	574,73	0,42
11.	Burseraceae	3	0,37	13.	Caesalpiniaceae	464,89	0,23	13.	Caesalpiniaceae	351,47	0,26
12.	Loganiaceae	1	0,12	14.	Meliaceae	198,94	0,10	14.	Meliaceae	44,90	0,03
12.	Meliaceae	1	0,12	15.	Loganiaceae	71,62	0,04	15.	Loganiaceae	39,76	0,03
		809	100			201272,63	100			135685,35	100

d) Diversität				e) IP		f) IP-KV			
R	Familie	n	%	R	Familie	%	R	Familie	%
1.	Euphorbiaceae	7	25,93	1.	Tiliaceae	30,68	1.	Tiliaceae	32,03
2.	Sapindaceae	3	11,11	2.	Euphorbiaceae	21,39	2.	Euphorbiaceae	19,40
2.	Tiliaceae	3	11,11	3.	Verbenaceae	9,29	3.	Sapindaceae	9,59
3.	Mimosaceae	2	7,41	4.	Sapindaceae	8,71	4.	Verbenaceae	8,80
3.	Moraceae	2	7,41	5.	Moraceae	6,66	5.	Moraceae	7,52
4.	Burseraceae	1	3,70	6.	Sterculiaceae	5,34	6.	Sterculiaceae	5,60
4.	Caesalpiniaceae	1	3,70	7.	Mimosaceae	5,12	7.	Mimosaceae	4,49
4.	Combretaceae	1	3,70	8.	Malvaceae	2,14	8.	Santalaceae	1,91
4.	Fabaceae	1	3,70	9.	Santalaceae	1,97	9.	Malvaceae	1,84
4.	Loganiaceae	1	3,70	10.	Combretaceae	1,62	10.	Combretaceae	1,72
4.	Malvaceae	1	3,70	11.	Fabaceae	1,55	11.	Fabaceae	1,54
4.	Meliaceae	1	3,70	12.	Caesalpiniaceae	1,48	12.	Burseraceae	1,50
4.	Santalaceae	1	3,70	13.	Burseraceae	1,46	13.	Caesalpiniaceae	1,49
4.	Sterculiaceae	1	3,70	14.	Meliaceae	1,31	14.	Meliaceae	1,29
4.	Verbenaceae	1	3,70	15.	Loganiaceae	1,29	15.	Loganiaceae	1,29
		27	100			100			100

#### b) und c) Dominanz

Auch an der Ausbildung der Biomasse des Waldes waren die Tiliaceae maßgeblich beteiligt. Ihre Stammquerschnittsflächen addierten sich auf gut 7,50 m<sup>2</sup> (75296,40 cm<sup>2</sup>) und trugen damit 37,41% zur Gesamtdeckung bei (Tab. 3.7b). Knapp halb so viel, d.h. 15,38% bzw. 15,25% wurden von den auf Rang 2 bzw. Rang 3 liegenden Verbenaceen und Euphorbiaceen erreicht. Mit 10,21%

folgten auf Platz 4 die Sapindaceae, eine weniger häufige, aber u.a. durch die dickstämmige Art *Schleichera oleosa* vertretene Familie. Rang 5 und 6 nahmen mit nahezu gleichen Werten, d.h. 6,02% und 6,01% die Sterculiaceae und Moraceae ein, auf Rang 7 lagen mit 5,11% die Mimosaceae. Die sieben Familien erreichten zusammen 95,38% der Gesamt-SKF. Knapp die Hälfte der verbleibenden 4,62%, d.h. 2,23% wurden allein von der durch nur vier, doch zu der dickwüchsigen Art *Thespesia populnea* gehörenden Individuen vertretenen Familie der Malvaceae gestellt. Alle weiteren Familien trugen weniger als 1% zur Gesamt-SKF bei.

Betrachtet man die Kronenvolumen-Dominanz (Tab. 3.7c), so lag der Anteil der Tiliaceen bei 41,45% (56246,60 m<sup>3</sup>) der Gesamtsumme. Auf Platz 2 rangieren wieder die Verbenaceae mit 13,92%, Platz 3 wird diesmal von den Sapindaceae eingenommen (12,84%). Weitere drei Familien hatten noch eine relative KV-Dominanz von mehr als 5%: die Euphorbiaceae (9,29%), die Moraceae (8,61%) und die Sterculiaceae (6,79%). Vier dieser sechs Familien, d.h. die Tiliaceae, Verbenaceae, Sapindaceae und Moraceae wurden u.a. durch sehr voluminöse Baumarten vertreten. Im Vergleich zu der SKF-Dominanz sind die Sapindaceae und Moraceae jeweils um einen Rangplatz aufgestiegen (von Rang 4 bzw. 6 auf Rang 3 bzw. 5), die Euphorbiaceae und Sterculiaceae um je einen Rang gefallen (von Rang 3 bzw. 5 auf Rang 4 bzw. 6). Neun Familien hatten eine relative Kronenvolumen-Dominanz von weniger als 5%, sieben davon lagen unter 1%.

#### d) Diversität

Bis auf die Euphorbiaceae, die mit sieben Arten an erster Stelle stehen, war keine der Familien durch sehr viele Spezies vertreten (s. auch Tab. 3.3). Die beiden zweitrangigen Familien Tiliaceae und Sapindaceae stellten nur mehr jeweils drei der 27 Baumarten, die Mimosaceae und Moraceae folgten mit je zwei Spezies. Die restlichen zehn Familien waren mit nur jeweils einer Art vertreten.

#### e) und f) 'Importance Percentage'

Berücksichtigt man als Dominanzmaß die SKF, so zeigt sich folgendes Bild (Tab. 3.7e): Wie zu erwarten bildeten die Tiliaceae die wichtigste Familie im Habitat. Sie erreichten fast ein Drittel (30,68%) von 100 möglichen IP-Punkten. Auf Platz 2 lagen mit 21,39% die Euphorbiaceae, auf Platz 3 mit 9,29% die Verbenaceae. Die Sapindaceae nahmen mit 8,71% Rang 4 ein, die Moraceae mit 6,66% Rang 5. Damit entfielen mehr als Dreiviertel aller Punkte (76,72%) auf fünf Familien. Die Sterculiaceae auf Platz 6 erreichten noch 5,34%, die Mimosaceae auf Platz 7 5,12%. Die restlichen acht Familien hatten alle einen IP von weniger als 5%.

Fließt anstelle der SKF die Kronenvolumen-Dominanz mit ein (Tab. 3.7f), so hat das kaum Auswirkungen auf das Gesamtergebnis. Die ersten sieben Rangplätze werden wieder von den selben Familien in nahezu derselben Rangfolge eingenommen. Tiliaceae und Euphorbiaceae bleiben, diesmal mit 32,03% bzw. 19,40%, die beiden wichtigsten Familien, die Ränge 5, 6 und 7 nehmen abermals die Moraceae (7,52%), Sterculiaceae (5,60%) und Mimosaceae (4,49%) ein. Verbenaceae

ceae und Sapindaceae dagegen haben die Ränge getauscht: erstere befinden sich nun mit 8,80% auf Platz 4, letztere mit 9,59% auf Platz 3. Wieder vereinigen die ersten fünf Familien mehr als Dreiviertel aller Punkte (77,34%) auf sich.

Damit stellten sich die Tiliaceae und Euphorbiaceae als die bedeutendsten Familien im Habitat dar, gefolgt von den Verbenaceae, Sapindaceae und Moraceae. Allen weiteren Familien kam eine eher geringe Bedeutung zu.

### Vergleich der Wohngebiete von Gruppe A und Gruppe B

Im Großen und Ganzen galten die für das Gesamtgebiet ermittelten Importanzen auch innerhalb der beiden Wohngebiete. Dennoch gab es in der Verteilung mancher Arten kleinräumige Unterschiede, die v. a. für das Verständnis der Nahrungsökologie noch von Bedeutung sein werden (s. Kap. 4.3) und daher an dieser Stelle aufgezeigt werden müssen. Es werden allerdings nur mehr die relativen und auf Kronenvolumen-Dominanz<sup>1</sup> beruhenden Werte der Pflanzenarten dargestellt (s. Tabelle 3.8), die zudem nicht alle im Einzelnen diskutiert werden, sondern lediglich auf das Gesamtergebnis näher eingegangen werden wird.

Gemessen an ihrem 'Importance Percentage' (Tab. 3.8d) spielten in beiden Wohngebieten die drei Arten *Grewia koordersiana* (20,34% in A und 17,50% in B), *Schoutenia ovata* (13,36% bzw. 11,99%) und *Bridelia monaica* (9,77% bzw. 11,94%) die wichtigste Rolle. Weiterhin von Bedeutung waren *Schleichera oleosa*, *Vitex pinnata* und *Kleinhovia hospita*, doch fiel die Gewichtung dieser Arten etwas unterschiedlich aus: Während *Schleichera oleosa* mit 7,96% in Wohngebiet A die viertwichtigste Art stellte, belegte sie in B mit 6,10% Rang 6. Dies war v.a. auf ihre höhere KV-Dominanz in A zurückzuführen (13,62% versus 6,97%, s. Tab 3.8b), wohingegen sie in Abundanz und Frequenz in beiden Wohngebieten ähnliche Werte erreichten (3,86% versus 3,63% bzw. 6,41% versus 7,69%, Tab 3.8a und c). Die viertwichtigste Art in Wohngebiet B war *Vitex pinnata* (10,51%), an fünfter Stelle lag *Kleinhovia hospita* mit 8,64%. Letztere beiden nahmen in A Rang 5 (*Vitex pinnata*: 7,93%) und Rang 6 ein (*Kleinhovia hospita*: 7,06%). Als weitere Art kam in Wohngebiet A *Phyllanthus emblica*, in Wohngebiet B dagegen *Streblus asper* eine Bedeutung zu, die mit 6,10% bzw. 5,09% jeweils den siebten Platz belegten, im jeweils anderen Wohngebiet aber von wesentlich geringerer Relevanz waren. *Phyllanthus emblica* ist (wie übrigens *Acacia leucophloea*, eine der in B fehlenden Spezies, auch) ein typischer Savannenbaum, der bevorzugt auf offenen Grasflächen wächst.

<sup>1</sup> Da, wie bereits erläutert, für herbivore Primaten dem sich im Kronenvolumen niederschlagenden Anteil der Biomasse eine größere Bedeutung zukommen dürfte als dem des Dickenwachstums.

Tab. 3.8: Relative Importanzwerte der Baumarten in Wohngebiet A und B.

a) Abundanz						b) KV-Dominanz					
Wohngebiet A			Wohngebiet B			Wohngebiet A			Wohngebiet B		
R	Art	%	R	Art	%	R	Art	%	R	Art	%
1.	<i>Schoutenia ovata</i>	26,49	1.	<i>Schoutenia ovata</i>	21,23	1.	<i>Grewia koordersiana</i>	37,65	1.	<i>Grewia koordersiana</i>	29,16
2.	<i>Grewia koordersiana</i>	14,39	2.	<i>Bridelia monaica</i>	18,44	2.	<i>Schleichera oleosa</i>	13,62	2.	<i>Vitex pinnata</i>	15,73
3.	<i>Bridelia monaica</i>	13,33	3.	<i>Grewia koordersiana</i>	15,64	3.	<i>Vitex pinnata</i>	9,85	3.	<i>Kleinhovia hospita</i>	12,82
4.	<i>Phyllanthus emblica</i>	9,30	4.	<i>Kleinhovia hospita</i>	11,17	4.	<i>Kleinhovia hospita</i>	9,68	4.	<i>Bridelia monaica</i>	9,68
5.	<i>Kleinhovia hospita</i>	8,95	5.	<i>Vitex pinnata</i>	8,10	5.	<i>Bridelia monaica</i>	6,99	5.	<i>Ficus microcarpa</i>	8,14
6.	<i>Vitex pinnata</i>	7,54	6.	<i>Streblus asper</i>	6,98	6.	<i>Ficus microcarpa</i>	5,36	6.	<i>Schleichera oleosa</i>	6,97
7.	<i>Schleichera oleosa</i>	3,86	7.	<i>Schleichera oleosa</i>	3,63	7.	<i>Schoutenia ovata</i>	4,62	7.	<i>Schoutenia ovata</i>	5,14
8.	<i>Ficus microcarpa</i>	2,98	8.	<i>Albizzia lebbekoides</i>	2,23	8.	<i>Albizzia lebbekoides</i>	2,60	8.	<i>Albizzia lebbekoides</i>	3,09
8.	<i>Streblus asper</i>	2,98	9.	<i>Exocarpus latifolia</i>	1,96	9.	<i>Phyllanthus emblica</i>	2,58	9.	<i>Thespesia populnea</i>	2,92
9.	<i>Albizzia lebbekoides</i>	2,46	9.	<i>Ficus microcarpa</i>	1,96	10.	<i>Thespesia populnea</i>	1,88	10.	<i>Streblus asper</i>	2,52
10.	<i>Exocarpus latifolia</i>	1,23	9.	<i>Glochidion rubrum</i>	1,96	11.	<i>Streblus asper</i>	1,14	11.	<i>Protium javanica</i>	0,96
11.	<i>Mallotus sp.</i>	1,05	10.	<i>Phyllanthus emblica</i>	1,12	12.	<i>Terminalia microcarpa</i>	0,66	12.	<i>Terminalia microcarpa</i>	0,80
12.	<i>Glochidion rubrum</i>	0,88	10.	<i>Thespesia populnea</i>	1,12	13.	<i>Dalbergia latifolia</i>	0,60	13.	<i>Exocarpus latifolia</i>	0,51
13.	<i>Cassia fistula</i>	0,70	11.	<i>Antidesma ghesambilla</i>	0,84	14.	<i>Mallotus sp.</i>	0,58	14.	<i>Glochidion rubrum</i>	0,34
13.	<i>Dalbergia latifolia</i>	0,70	11.	<i>Mallotus sp.</i>	0,84	15.	<i>Exocarpus latifolia</i>	0,57	15.	<i>Grewia celtidifolia</i>	0,27
13.	<i>Thespesia populnea</i>	0,70	11.	<i>Protium javanica</i>	0,84	16.	<i>Grewia celtidifolia</i>	0,49	16.	<i>Mallotus sp.</i>	0,26
14.	<i>Allophylus cobbe</i>	0,35	11.	<i>Terminalia microcarpa</i>	0,84	17.	<i>Cassia fistula</i>	0,37	17.	<i>Antidesma ghesambilla</i>	0,24
14.	<i>Croton argyратus</i>	0,35	12.	<i>Croton argyратus</i>	0,56	18.	<i>Excoecaria agallocha</i>	0,24	18.	<i>Phyllanthus emblica</i>	0,24
14.	<i>Excoecaria agallocha</i>	0,35	13.	<i>Allophylus cobbe</i>	0,28	19.	<i>Erioglossum rubiginosum</i>	0,15	19.	<i>Croton argyратus</i>	0,17
14.	<i>Grewia celtidifolia</i>	0,35	13.	<i>Grewia celtidifolia</i>	0,28	20.	<i>Glochidion rubrum</i>	0,13	20.	<i>Allophylus cobbe</i>	0,05
14.	<i>Terminalia microcarpa</i>	0,35			<b>100</b>	21.	<i>Croton argyратus</i>	0,08			<b>100</b>
15.	<i>Acacia leucophloea</i>	0,18				22.	<i>Azadirachta indica</i>	0,05			
15.	<i>Azadirachta indica</i>	0,18				23.	<i>Strychnos lucida</i>	0,04			
15.	<i>Erioglossum rubiginosum</i>	0,18				24.	<i>Allophylus cobbe</i>	0,03			
15.	<i>Strychnos lucida</i>	0,18				25.	<i>Acacia leucophloea</i>	0,02			
		<b>100</b>						<b>100</b>			

c) Frequenz						d) IP-KV					
Wohngebiet A			Wohngebiet B			Wohngebiet A			Wohngebiet B		
R	Art	%	R	Art	%	R	Art	%	R	Art	%
1.	<i>Bridelia monaica</i>	8,97	1.	<i>Schoutenia ovata</i>	9,62	1.	<i>Grewia koordersiana</i>	20,34	1.	<i>Grewia koordersiana</i>	17,50
1.	<i>Grewia koordersiana</i>	8,97	2.	<i>Bridelia monaica</i>	7,69	2.	<i>Schoutenia ovata</i>	13,36	2.	<i>Schoutenia ovata</i>	11,99
1.	<i>Schoutenia ovata</i>	8,97	2.	<i>Exocarpus latifolia</i>	7,69	3.	<i>Bridelia monaica</i>	9,77	3.	<i>Bridelia monaica</i>	11,94
2.	<i>Albizzia lebbekoides</i>	6,41	2.	<i>Glochidion rubrum</i>	7,69	4.	<i>Schleichera oleosa</i>	7,96	4.	<i>Vitex pinnata</i>	10,51
2.	<i>Phyllanthus emblica</i>	6,41	2.	<i>Grewia koordersiana</i>	7,69	5.	<i>Vitex pinnata</i>	7,93	5.	<i>Kleinhovia hospita</i>	8,64
2.	<i>Schleichera oleosa</i>	6,41	2.	<i>Schleichera oleosa</i>	7,69	6.	<i>Kleinhovia hospita</i>	7,06	6.	<i>Schleichera oleosa</i>	6,10
2.	<i>Vitex pinnata</i>	6,41	2.	<i>Vitex pinnata</i>	7,69	7.	<i>Phyllanthus emblica</i>	6,10	7.	<i>Streblus asper</i>	5,09
3.	<i>Exocarpus latifolia</i>	5,13	3.	<i>Albizzia lebbekoides</i>	5,77	8.	<i>Ficus microcarpa</i>	4,49	8.	<i>Ficus microcarpa</i>	4,65
3.	<i>Ficus microcarpa</i>	5,13	3.	<i>Mallotus sp.</i>	5,77	9.	<i>Albizzia lebbekoides</i>	3,82	9.	<i>Albizzia lebbekoides</i>	3,70
3.	<i>Mallotus sp.</i>	5,13	3.	<i>Streblus asper</i>	5,77	10.	<i>Exocarpus latifolia</i>	2,31	10.	<i>Exocarpus latifolia</i>	3,38
4.	<i>Cassia fistula</i>	3,85	4.	<i>Antidesma ghesambilla</i>	3,85	11.	<i>Mallotus sp.</i>	2,25	11.	<i>Glochidion rubrum</i>	3,33
4.	<i>Glochidion rubrum</i>	3,85	4.	<i>Ficus microcarpa</i>	3,85	12.	<i>Streblus asper</i>	2,23	12.	<i>Mallotus sp.</i>	2,29
5.	<i>Allophylus cobbe</i>	2,56	4.	<i>Phyllanthus emblica</i>	3,85	13.	<i>Cassia fistula</i>	1,64	13.	<i>Thespesia populnea</i>	1,99
5.	<i>Croton argyратus</i>	2,56	4.	<i>Terminalia microcarpa</i>	3,85	14.	<i>Glochidion rubrum</i>	1,62	14.	<i>Terminalia microcarpa</i>	1,83
5.	<i>Dalbergia latifolia</i>	2,56	5.	<i>Allophylus cobbe</i>	1,92	15.	<i>Dalbergia latifolia</i>	1,29	15.	<i>Phyllanthus emblica</i>	1,73
5.	<i>Grewia celtidifolia</i>	2,56	5.	<i>Croton argyратus</i>	1,92	16.	<i>Thespesia populnea</i>	1,29	16.	<i>Antidesma ghesambilla</i>	1,64
5.	<i>Kleinhovia hospita</i>	2,56	5.	<i>Grewia celtidifolia</i>	1,92	17.	<i>Grewia celtidifolia</i>	1,14	17.	<i>Protium javanica</i>	1,24
5.	<i>Streblus asper</i>	2,56	5.	<i>Kleinhovia hospita</i>	1,92	18.	<i>Croton argyратus</i>	1,00	18.	<i>Croton argyратus</i>	0,88
6.	<i>Acacia leucophloea</i>	1,28	5.	<i>Protium javanica</i>	1,92	19.	<i>Allophylus cobbe</i>	0,98	19.	<i>Grewia celtidifolia</i>	0,82
6.	<i>Azadirachta indica</i>	1,28	5.	<i>Thespesia populnea</i>	1,92	20.	<i>Terminalia microcarpa</i>	0,77	20.	<i>Allophylus cobbe</i>	0,75
6.	<i>Erioglossum rubiginosum</i>	1,28			<b>100</b>	21.	<i>Excoecaria agallocha</i>	0,62			<b>100</b>
6.	<i>Excoecaria agallocha</i>	1,28				22.	<i>Erioglossum rubiginosum</i>	0,54			
6.	<i>Strychnos lucida</i>	1,28				23.	<i>Azadirachta indica</i>	0,50			
6.	<i>Terminalia microcarpa</i>	1,28				24.	<i>Strychnos lucida</i>	0,50			
6.	<i>Thespesia populnea</i>	1,28				25.	<i>Acacia leucophloea</i>	0,49			
		<b>100</b>						<b>100</b>			

Im Gegensatz zu A schloß 'home-range' B jedoch relativ wenige dieser Stellen mit ein, weshalb die in B gelegenen 'Plots' auch vergleichsweise wenige Vertreter von *Phyllanthus emblica* enthielten: erreichte diese Spezies in A eine relative Abundanz von 9,30% und damit Rang 4, so lag ihr entsprechender Wert in B bei nur 1,12% bzw. Rang 10 (vgl. Tab. 3.8a). Umgekehrt verhielt es sich mit *Streblus asper*, die v.a. im Nordosten des Untersuchungsgebietes gehäuft auftrat (s. auch Gesamtanalyse) und damit an besonders vielen Stellen von Wohngebiet B anzutreffen war.

Die jeweils sieben wichtigsten Arten stellten nahezu drei Viertel aller IP-KV-Punkte, d.h. 72,53% in A und 71,76% in B. Ihnen kam bis auf *Streblus asper* auch in der Gesamtanalyse die größte Bedeutung im Untersuchungsgebiet zu (vgl. Tab 3.6).

### 3.3.2 Pflanzenphänologie

Die bei vielen Pflanzenarten sowohl der gemäßigten als auch der tropischen bzw. subtropischen Zonen zu beobachtenden Muster in Laubfall, Blattneutrieb, Blüte- und Fruchtzeit werden zum einen durch innere, d.h. endogen festgelegte Rhythmen, zum anderen durch exogene Gesichtspunkte bestimmt. Unter letzteren kommt vor allem den abiotischen Faktoren Temperatur, Niederschlagsverteilung und damit der Wasserversorgung sowie der Tageslänge und Sonneneinstrahlung eine besondere Bedeutung zu. Aber auch biotische Aspekte haben Einfluß auf die Produktionszyklen. So läßt sich z.B. durch eine Synchronisation der Fruchtentwicklung und des damit entstehenden Überangebots der durch Freißfeinde entstehende Verlust von Samen reduzieren. Asynchrones Blühen und Fruchten dagegen tritt z.B. bei Pflanzenarten auf, die um denselben Vektor (Insekten, Vögel, Säuger) zur Bestäubung oder Samenausbreitung konkurrieren. Noch ist man jedoch weit davon entfernt, das komplexe Zusammenspiel der verschiedenen Faktoren bis in alle Einzelheiten verstanden zu haben (RATHCKE & LACEY 1985; VAN SCHAİK et al. 1993). Für Primärkonsumenten wie z.B. Primaten bringen die im Jahresverlauf auftretenden Schwankungen von Sprossen, Blühen und Fruchten nicht selten einen Nahrungsengpaß oder zumindest eine temporäre Einschränkung des Futterangebots mit sich und erfordern daher gewisse Adaptationsmechanismen (z.B. saisonale Fortpflanzung, Verlagerung des 'home-range', Hibernation, Migration etc., Überblick s. VAN SCHAİK et al. 1993); wirken sich also erheblich auf deren Verhaltensbiologie aus und müssen daher in einer verhaltensökologischen Studie mit berücksichtigt werden.

#### 3.3.2.1 Material und Methoden

##### 3.3.2.1.1 Material

Es wurden folgende Hilfsmittel verwendet: Fernglas (SWAROVSKI SLC 10x42 WB), vorgefertigte Protokollbögen, Stift.

##### 3.3.2.1.2 Auswahl der Stichprobe

Bis auf *Excoecaria agallocha*, dessen einziges Exemplar zu Beginn der Datenaufnahme im Juli 1999 halb abgestorben war, wurden alle in den botanischen 'Plots' vorgefundenen Baumarten mit in die Stichprobe einbezogen. Zusätzlich wurden weitere 13 Baum-, eine Strauch- sowie vier Lianenarten ausgewählt, die den bis dahin durchgeführten Verhaltensbeobachtungen zufolge eine potentielle Bedeutung für die Languren haben konnten. Damit gingen insgesamt 44 Holzpflanzenarten aus 22 Familien in die Analyse ein (s. Tab. 3.9). Von jeder Art sollten fünf ausgewachsene, gesunde Exemplare von möglichst verschiedenen Standorten vertreten sein. Eine Erweiterung der Stichprobe auf z.B. zehn Individuen wäre evtl. repräsentativer gewesen, doch aus folgenden Gründen problematisch: zum einen mußte der zeitliche Aufwand für die Datenaufnahme in einem angemessenem Verhältnis zu den zu erwartenden Ergebnissen stehen. Die pro Monat zur Verfügung stehende Zeit mußte möglichst ökonomisch auf die verschiedenen Arbeitsgebiete verteilt und daher ein Kompromiß getroffen werden, wie viele Tage je in die Verhaltensbeobachtungen bzw. die botanischen Untersuchungen investiert werden sollten. Zum anderen waren zwei Drittel (26



von 39) der in der Stichprobe enthaltenen Baumarten sehr selten, so dass oft nicht einmal fünf Exemplare gefunden wurden bzw. noch außerhalb der 'Plots' stehende Individuen gewählt werden mußten, um wenigstens auf fünf pro Art zu kommen. Wie die Auswertung der Daten zeigte, kann eine Stichprobe von fünf Exemplaren aber ausreichen, um arttypische Muster wie z.B. unregelmäßige Blattwechsel oder asynchrone Reproduktionszyklen zu erfassen. Die Gesamtstichprobe umfaßte 167 Individuen (s. Tab. 3.9), deren Standorte möglichst gleichmäßig über das Untersuchungsgebiet verteilt waren.

Tab. 3.9: Liste der in der Phänologiestichprobe vertretenen 44 Holzpflanzenarten.

Familie	Art	Wuchsform	Anzahl
Apocynaceae	<i>Alstonia scholaris</i>	Baum	2
Asclepiadaceae	<i>Marsdenia sp.</i>	Liane	5
Burseraceae	<i>Protium javanica</i>	Baum	4
Caesalpinaceae	<i>Cassia fistula</i>	Baum	5
Capparidaceae	<i>Capparis sepiaria</i>	Liane	5
	<i>Crataeva odorata</i>	Baum	2
Combretaceae	<i>Terminalia microcarpa</i>	Baum	5
Convolvulaceae	<i>Porana volubilis</i>	Liane	5
Euphorbiaceae	<i>Antidesma ghesambilla</i>	Baum	5
	<i>Bridelia monaica</i>	Baum	5
	<i>Croton argyratus</i>	Baum	5
	<i>Croton sp.</i>	Liane	5
	<i>Euphorbia plumierioides</i>	Baum	3
	<i>Glochidion rubrum</i>	Baum	5
	<i>Mallotus sp.</i>	Baum	5
	<i>Phyllanthus emblica</i>	Baum	5
Fabaceae	<i>Dalbergia latifolia</i>	Baum	5
	<i>Pongamia pinnata</i>	Baum	3
Flacourtiaceae	<i>Flacourtia indica</i>	Baum	3
	<i>Homalium tomentosum</i>	Baum	1
Loganiaceae	<i>Strychnos lucida</i>	Baum	3
Malvaceae	<i>Thespesia populnea</i>	Baum	5
Meliaceae	<i>Azadirachta indica</i>	Baum	5
Mimosaceae	<i>Acacia leucophloea</i>	Baum	3
	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Baum	5
Moraceae	<i>Ficus callosa</i>	Baum	2
	<i>Ficus glabella</i>	Baum	2
	<i>Ficus microcarpa</i>	Baum	5
	<i>Ficus superba</i>	Baum	1
	<i>Ficus tinctoria</i>	Baum	2
	<i>Streblus asper</i>	Baum	5
Rubiaceae	<i>Guettarda speciosa</i>	Baum	1
	<i>Meyna grisera</i>	Baum	1
Rutaceae	<i>Clausena harmandiana</i>	Baum	3
Sapindaceae	<i>Allophylus cobbe</i>	Baum	1
	<i>Erioglossum rubiginosum</i>	Baum	1
	<i>Schleichera oleosa</i>	Baum	5
Santalaceae	<i>Exocarpus latifolia</i>	Baum	5
Sterculiaceae	<i>Kleinhovia hospita</i>	Baum	5
Tiliaceae	<i>Grewia celtidifolia</i>	Baum	4
	<i>Grewia koordersiana</i>	Baum	5
	<i>Schoutenia ovata</i>	Baum	5
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	Strauch	5
	<i>Vitex pinnata</i>	Baum	5
<b>Gesamt:</b>	<b>22</b>	<b>44</b>	<b>167</b>

### 3.3.2.1.3 Erhobene Datensätze

Die Daten zur Produktion der verschiedenen Phytophasen (s.u.) wurden nach der von KOELMEYER (1959) beschriebenen, in zahlreichen primatologischen Feldstudien angewandten 'Crown-Density'-Methode erhoben (vgl. z.B. KOOL 1989; NEWTON 1988a; STRUHSAKER 1975). Von Juli 1999 bis einschließlich Juni 2000 wurden zur Mitte jeden Monats alle ausgewählten Holzpflanzen aufgesucht und auf das Vorkommen von *Blättern insgesamt*, *jungen*, *ausgereiften* (maturen) und *alten Blättern*, *Blüten* und *Früchten* hin untersucht. Jede der sechs Phänophasen wurde ihrer relativen Häufigkeit nach einer vierteiligen Skala zugeordnet:

0: nicht vorhanden

1: wenig, d.h. bis zu 33% der potentiell vorhandenen Ansatzstellen sind besetzt

2: mittel ('normal viele'), d.h. zwischen 33% und 66% der potentiell vorhandenen Ansatzstellen sind besetzt

3: viel, d.h. mehr als 66% der potentiell vorhandenen Ansatzstellen sind besetzt

Während dies bei Sträuchern und Lianen meist aus direkter Nähe beurteilt werden konnte, mußten Baumkronen zusätzlich aus einiger Entfernung mit dem Fernglas betrachtet werden, um sicher zu stellen, dass keine der Phänophasen übersehen wurde. Blätter wurden aufgrund ihrer Farbe und Größe als jung, matur bzw. alt eingestuft. Die Kategorien *junge Blätter* und *Blüten* schlossen Blatt- bzw. Blütenknospen mit ein, *Früchte* sowohl unreife als auch reife. Eine Beurteilung des Reifegrades von Früchten konnte infolge der Unkenntnis artspezifischer Fruchtentwicklung (Größe und Farbe im ausgereiften Zustand) nicht immer eindeutig vorgenommen werden, weshalb sich die hierzu produzierten Daten letztendlich als wenig verlässlich erwiesen hätten und daher nicht weiter differenziert wurde. Fernerhin war es nicht möglich, die Blüten- und Fruchtstände von Feigen unterscheiden. Die Gattung *Ficus* zeichnet sich durch eine komplexe Bestäubungsbiologie aus, die auf einer engen Symbiose mit den sie bestäubenden Feigenwespen der Familie Agaonidae beruht (JANZEN 1979; WHITMORE 1998). Die für die Gattung charakteristischen Blüten- bzw. Fruchtstände werden oft als Synconia bezeichnet. Dabei handelt es sich um birnenförmige Hohlfrüchte (Feigen), an deren Innenwand zahlreiche winzige Blüten angeordnet sind, wovon sich ein Teil zu Früchten entwickelt. Von außen betrachtet kann nicht beurteilt werden, ob das Synconium gerade Blüten oder Früchte enthält und auch nach Aufbrechen der Feige ist dies nicht eindeutig zu erkennen. Daher wurden die Synconia in vorliegender Studie stets als Früchte gewertet (vgl. auch KOOL 1989).

### 3.3.2.1.4 Auswertung

Zunächst wurde für jede Phänologieart ein sogenanntes Phänophasendiagramm entworfen (nach DIERSCHKE 1970; MEDWAY 1972), das sowohl die Vegetationsphase, d.h. die Blattentwicklung als auch den Reproduktionszyklus von Blüten und Früchten wiedergibt. Dazu wurde für die Phytophasen *junge*, *mature*, *alte Blätter*, *Blüten* und *Früchte* pro Monat jeweils der Mittelwert der von den Individuen einer Art erreichten Skalenwerte gebildet.

Die artspezifischen Entwicklungsmuster geben allerdings noch keine Auskunft darüber, wieviel der Wald als Ganzes zu verschiedenen Zeitpunkten im Jahr produziert. Hier muß die unterschiedliche Repräsentanz der Arten im Habitat berücksichtigt werden, da dominante Spezies die Saisonalität des Waldes stärker prägen als z.B. seltene. Daher konzentrierte sich die Analyse der Gesamtphänologie nur auf die durch die botanischen 'Plots' erfaßten Baumarten. Das monatliche Angebot der Phytophasen *Blätter insgesamt*, *junge*, *mature*, *alte Blätter*, *Blüten* und *Früchte* wurde wie folgt ermittelt: Pro Art wurde jede Einzelbeobachtung mit einem Faktor multipliziert, der sich aus dem Quotienten des auf dem Kronenvolumen basierenden 'Importance Percentage' (IP-KV) der Gesamtanalyse dieser Art und der in der Stichprobe enthaltenen Anzahl der Individuen dieser Art errechnete (Faktor =  $IP-KV/n$ ). So besaß *Grewia koordersiana* z.B. einen IP-KV von 19,93% (s. Tab. 3.6) und war mit fünf Exemplaren in der Phänologie-Stichprobe vertreten, weshalb jedes Individuum mit dem Faktor 3,986 ( $19,93/5$ ) in die Berechnung einging. Wiesen z.B. im Dezember zwei Individuen von *Grewia koordersiana* 'mittel' und drei 'viele' Blätter auf, so ergab sich für die Kategorie 2 ('mittel') ein Wert von 7,97, für die Kategorie 3 ('viel') ein Wert von 11,96, während die Kategorien 0 ('nicht vorhanden') und 1 ('wenige') mit dem Wert 0 in die Berechnung eingingen. Die Einzelbeobachtungen der vier Kategorien addierten sich also immer auf den IP-KV der Art, die Werte der vier Kategorien aller 26 Arten zusammen stets auf 99,57% (da *Excoecaria agallocha*, deren IP-KV 0,43% betrug, in der Stichprobe nicht enthalten war). Damit wurden die Einzelbeiträge jeder Art deren jeweiliger Bedeutung im Habitat nach entsprechend gewichtet. Zur grafischen Darstellung des pro Monat vorhandenen Gesamtangebotes des Waldes wurden pro Phytophase die beiden Kategorien 'mittel' und 'viel' herangezogen, indem die von den 26 Arten in diesen Kategorien jeweils erreichten Werte addiert wurden. So bedeutet beispielsweise ein Fruchtangebot von 5% im Dezember 1999, dass in diesem Monat 5% der Individuen, gewichtet nach IP-KV, 'mittel' bzw. 'viele' Früchte trugen. Im Ergebnisteil wird anstatt des Ausdrucks 'gewichtet nach IP-KV' die Abkürzung 'gIP' verwendet werden.

### 3.3.2.2 Ergebnisse

#### 3.3.2.2.1 Phänologie ausgewählter Arten

Abbildung 3.16 zeigt die Phänophasendiagramme der zehn wichtigsten (nach IP-KV der Gesamtanalyse) Pflanzen im Habitat sowie fünf weiterer Arten, die in der Ernährung der Haubenlanguren eine besondere Rolle spielten (s. Kap. 4.3). Die Diagramme der restlichen in der Phänologie-Stichprobe enthaltenen Spezies sind Anhang IV zu entnehmen. Für jede Art wurden zwei Diagramme erstellt. Das jeweils linke gibt die Vegetationsphase, d.h. die Blattentwicklung wieder, wobei der obere helle Balken die alten, der obere dunkle die jungen und der untere Balken die matten Blätter symbolisiert. Im rechten, den Reproduktionszyklus darstellenden Diagramm signalisiert der obere Balken die Blüh- und der untere die Fruchtphase. Die Dicke der Balken repräsentiert jeweils einen Wert zwischen 0 (Phytophase nicht vorhanden) und 3 ('viel' der entsprechenden

Phytophase vorhanden, zur Skaleneinteilung s. Methoden), der wiederum das Mittel aller Einzelwertungen der pro Art vorhandenen Individuen darstellt. Der unter den Abbildungen zu findende Klimabalken gibt die während des Beobachtungszeitraumes vorherrschenden klimatischen Verhältnisse im Untersuchungsgebiet wieder (s. Kap. 3.2.2.4).

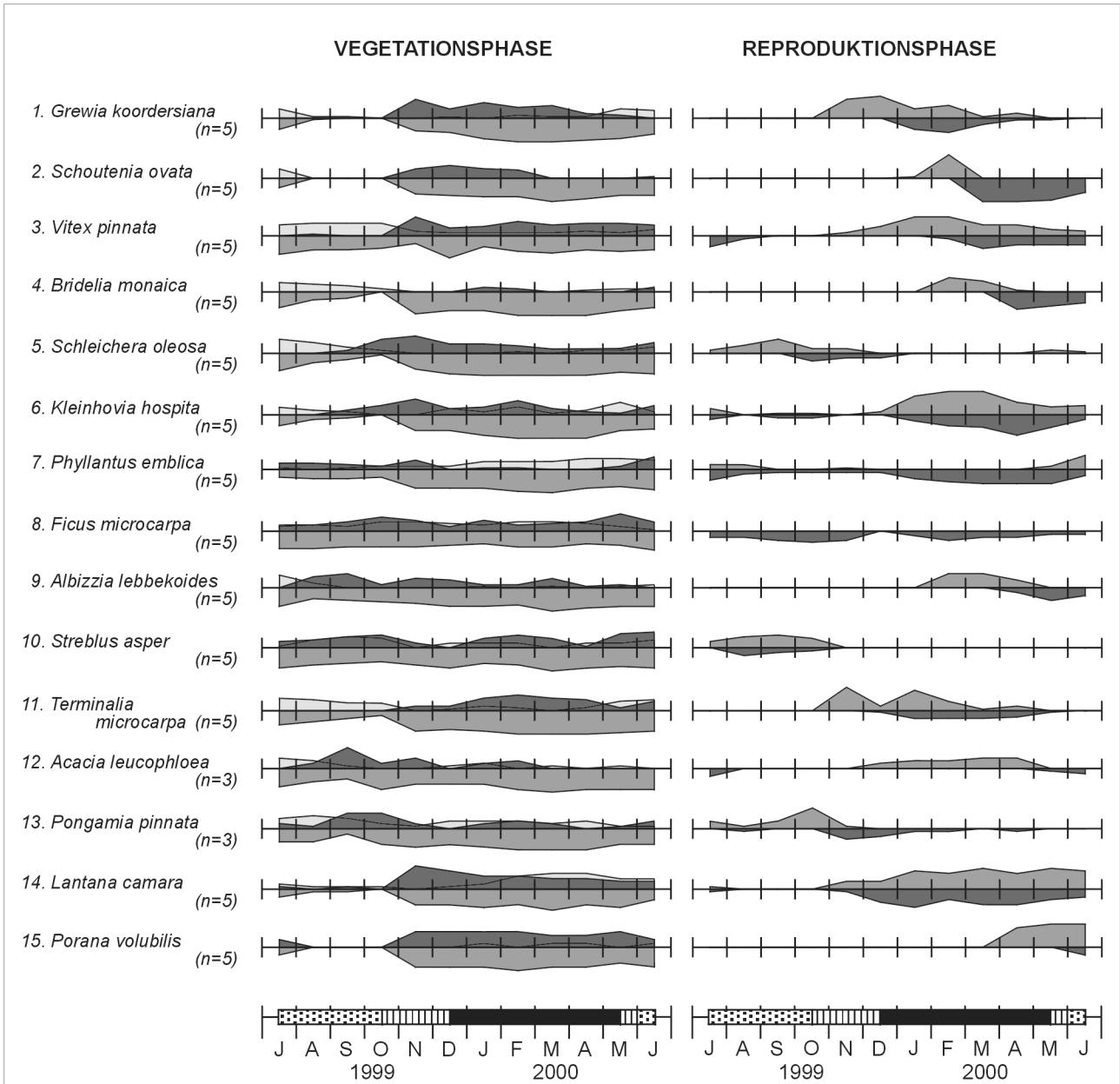


Abb 3.16: Phänophasendiagramme von 15 Holzpflanzenarten (nach DIERSCHKE 1972; MEDWAY 1972). Die linke Abbildung gibt die Vegetationsphase, die rechte die Reproduktionsphase wieder.



Zunächst sei die Vegetationsphase besprochen. Das Muster der Blattproduktion kennzeichnete den Wald im Untersuchungsgebiet insgesamt als laubwerfend. Bei den meisten Arten unterlag sie deutlichen, durch den Wechsel von Regen- und Trockenzeit geprägten Schwankungen. Dies zeigte v.a. der Jahresverlauf des maturen Blattangebots: 25 von 44, d.h. 56,82% aller Spezies, darunter die beiden bedeutendsten Arten *Grewia koordersiana* und *Schoutenia ovata* (Nr. 1 und 2, s. Abb. 3.16), des weiteren *Bridelia monaica* (Nr. 4), *Schleichera oleosa* (Nr. 5) und *Kleinhovia hospita* (Nr. 6) sowie die Strauchart *Lantana camara* (Nr. 14) und die Kletterpflanze *Porana volubilis* (Nr. 15), verloren während der Trockenzeit 1999 das gesamte bzw. nahezu das gesamte Laub; bei mehr als der Hälfte davon (14 Arten) kündigte sich mit Einsetzen der zweiten Trockenzeit im Juni 2000 ein erneuter Rückgang im Belaubtsein an. Einige Baumarten, darunter nahezu sämtliche *Ficus*-Arten (s. Nr. 8 in Abb. 3.16 und Anhang IV), *Vitex pinnata* (Nr. 3), *Albizzia lebbekoides* (Nr. 9) und *Streblus asper* (Nr. 10) erschienen im Phänophasendiagramm immergrün. Tatsächlich zeigten diese Arten das ganze Jahr über eine belaubte Krone und boten damit im überwiegend sommerkahlen Wald ein auffälliges Bild (s. auch Abb. 3.18b).

Betrachtet man das Auftreten von jungen Blättern, so war auch hier ein Bezug zu den klimatischen Verhältnissen gegeben. Insgesamt 20 Arten, darunter z.B. *Grewia koordersiana* und *Schoutenia ovata*, entwickelten mit bzw. kurz nach Einsetzen der Regenfälle im Oktober 1999 neues Blattwerk, was an einem deutlichen 'Peak' des entsprechenden Vegetationsbalkens in den Monaten November bzw. Dezember 1999 zu sehen ist. Zu diesen zu Beginn der Regenzeit neu austreibenden Spezies gehörte u.a. auch *Bridelia monaica* (Nr. 4), deren Phänophasendiagramm zu diesem Zeitpunkt allerdings keine jungen Blätter anzeigt. Dies liegt daran, dass die von dieser Art entwickelten jungen Blätter relativ schnell ausreifen und daher bei der Datenaufnahme im November bereits als matur einzustufen waren. Einige der 20 Arten bzw. einzelne Individuen davon produzierten nicht nur zu Beginn, sondern auch im weiteren Verlauf der Regenzeit neues Blattwerk (u.a. *Grewia koordersiana*, *Schoutenia ovata*, *Vitex pinnata*, *Lantana camara*, s. Abb. 3.16). Bei anderen Arten wie z.B. *Phyllanthus emblica* (Nr. 7), *Acacia leucophloea* (Nr. 12) und *Pongamia pinnata* (Nr. 13) setzte der Blattaustrieb noch in der Trockenzeit ein, während bei insgesamt zehn Arten kein Zusammenhang zwischen Blattaustrieb und Klima zu erkennen war. Dabei handelte es sich hauptsächlich um immergrüne Vertreter wie *Ficus microcarpa* (Nr. 8), *Albizzia lebbekoides* (Nr. 9) oder *Streblus asper* (Nr. 10), die das ganze Jahr über in mehreren Schüben junge Blätter produzierten.

Bis auf die beiden Feigen *Ficus superba* und *Ficus tinctoria* (s. Anhang IV) durchliefen alle untersuchten Pflanzenarten während des zwölfmonatigen Beobachtungszeitraumes einen bzw. mehrere Reproduktionszyklen. Die meisten Spezies (37) wiesen eine Blühphase auf, welche oft mit dem Blattaustrieb zusammenfiel und damit entweder, wie z.B. bei *Schleichera oleosa* (Nr. 5), *Phyllanthus emblica* (Nr. 7) und *Streblus asper* (Nr. 10), in der Trockenzeit stattfand, oder kurz nach

Beginn der Regenfälle im November bzw. Dezember 1999 einsetzte (z.B. *Grewia koordersiana* (Nr. 1) und *Terminalia microcarpa* (Nr. 11)). Einige wenige Spezies, darunter *Schoutenia ovata* (Nr. 2), *Bridelia monaica* (Nr. 4), *Kleinhovia hospita* (Nr. 6) und *Albizzia lebbekoides* (Nr. 9) entwickelten erst ab Mitte der Regenzeit, die Liane *Porana volubilis* (Nr. 15) sogar erst ab April 2000 Blüten. Die jeweilige Blühdauer variierte zwischen einem und sechs Monaten, die meisten Arten standen maximal vier Monate in Blüte. *Vitex pinnata* (Nr. 3) und *Lantana camara* (Nr. 14) gehörten - zumindest in der Regenzeit - zu den Dauerblühern, d.h. sie entwickelten im Gegensatz zu den bisher besprochenen Arten mehrmals neue Blüten.

Kurz nach bzw. noch mit dem Blühen setzte bei vielen Phänologiearten die Fruchtentwicklung ein. So trugen z.B. *Grewia koordersiana* (Nr. 1), *Schoutenia ovata* (Nr. 2), *Bridelia monaica* (Nr. 4), *Kleinhovia hospita* (Nr. 6) sowie 15 weitere Arten ein bis zwei Monate nach dem Auftreten erster Blüten relativ viele Früchte. Ein verhältnismäßig langes Intervall zwischen Blühen und Früchten dagegen lag mit sechs Monaten u.a. bei *Acacia leucophloea* (Nr. 12) vor. Die meisten Arten trugen über mehrere, in der Regel zwei bis vier Monate hinweg Früchte. Eine interessante Ausnahme hierzu stellte die Euphorbiaceae *Phyllanthus emblica* (Nr. 7) dar. Die Bäume dieser Art entwickeln zwei bis drei Monate nach Einsetzen der Regenzeit (im vorliegenden Fall im Januar 2000) neue Früchte, welche sie dann das ganze Jahr über, also auch während der Trockenzeit behalten. Die runden, ca. kirschgroßen, säuerlichen Früchte bleiben sehr lange genießbar und beginnen erst relativ spät, d.h. einige Wochen vor der nächsten Fruktifikationsphase, zu faulen und abzufallen. Nicht selten besitzen die Bäume zum Zeitpunkt der Fruchtneubildung noch Früchte aus dem Vorjahr. In Abbildung 3.16 ist dies an dem durchgehenden Frucht balken zu erkennen.

Fünf Arten, darunter *Ficus microcarpa* (Nr. 8) und *Lantana camara* (Nr. 14) produzierten mehrmals im Jahr Früchte und weisen daher im Phasendiagramm mehrere Fruchtschübe auf. Im Gegensatz zu *Lantana camara* entwickelte die Feigenart diese Phytophase nicht nur in der Regenzeit, sondern nahezu das ganze Jahr über.

Für einige der Arten, bei denen keines der ausgewählten Phänologie-Exemplare fruchtete (s. Anhang IV), konnte aufgrund von Beobachtungen an weiteren Individuen im Studiengebiet dennoch die Fruchtzeit ermittelt werden. So lag der Höhepunkt bei *Strychnos lucida* im Februar, bei *Allophylus cobbe* Ende Februar/Anfang März und bei *Protium javanicum* im Februar und März. Schließlich bleibt zu erwähnen, dass sich die fünf Exemplare von *Schleichera oleosa* (Nr. 5 in Abb. 3.16) als relativ ungeeignet zur Charakterisierung der Fruchtproduktion dieser Spezies erwiesen. Drei der Bäume entwickelten gar keine Früchte, der vierte nur im Oktober 1999, der fünfte trug die entsprechende Phytophase von Oktober bis Dezember 1999. Daher wird im Phänophasendiagramm fälschlicherweise der Eindruck erweckt, die Art fruchte v.a. im Oktober. Die meisten *Schleichera oleosa* - Bäume im Untersuchungsgebiet jedoch besaßen vor allem Ende November und im Dezember 1999 sehr viele Früchte. Die Stichprobe von fünf Individuen war in diesem Fall eindeutig zu klein zur repräsentativen Erfassung der Phänologie.

### 3.3.2.2 Gesamtphänologie

Aufgrund der artspezifischen Entwicklungsmuster in Blattaustrieb, Blüten und Früchten standen alle Phytphasen in jedem Monat des Jahres zu einem gewissen Maß zur Verfügung. Wie groß das jeweilige Angebot zu welcher Jahreszeit tatsächlich war, darüber geben die Abbildungen 3.17 und 3.19 Auskunft.

#### Blätter

Blätter gab es das ganze Jahr über (Abb. 3.17a). Im Laufe der Trockenzeit nahm das Gesamtangebot jedoch deutlich ab und von August bis Mitte Oktober 1999 war der Wald im Studiengebiet überwiegend kahl (vgl. Abb. 3.18b). Trugen im Juli 1999 noch 60% der Individuen gIP 'mittel/viel' Blätter, so waren es Mitte Oktober, zum Höhepunkt der Trockenzeit, nur mehr 30%. Dabei handelte es sich v.a. um die immergrünen Arten *Vitex pinnata*, *Ficus microcarpa* und *Exocarpus latifolia*. In der anschließenden Regenzeit gab es stets sehr große Mengen an Blättern. Meist besaßen mehr als 90% der Individuen gIP 'mittel' bzw. 'viel' Laub (s. auch Abb. 3.18a). Den Hauptanteil am Gesamtangebot machten stets die maturen Blätter aus, was den identischen Kurvenverlauf von Abb. 3.17a und b erklärt.

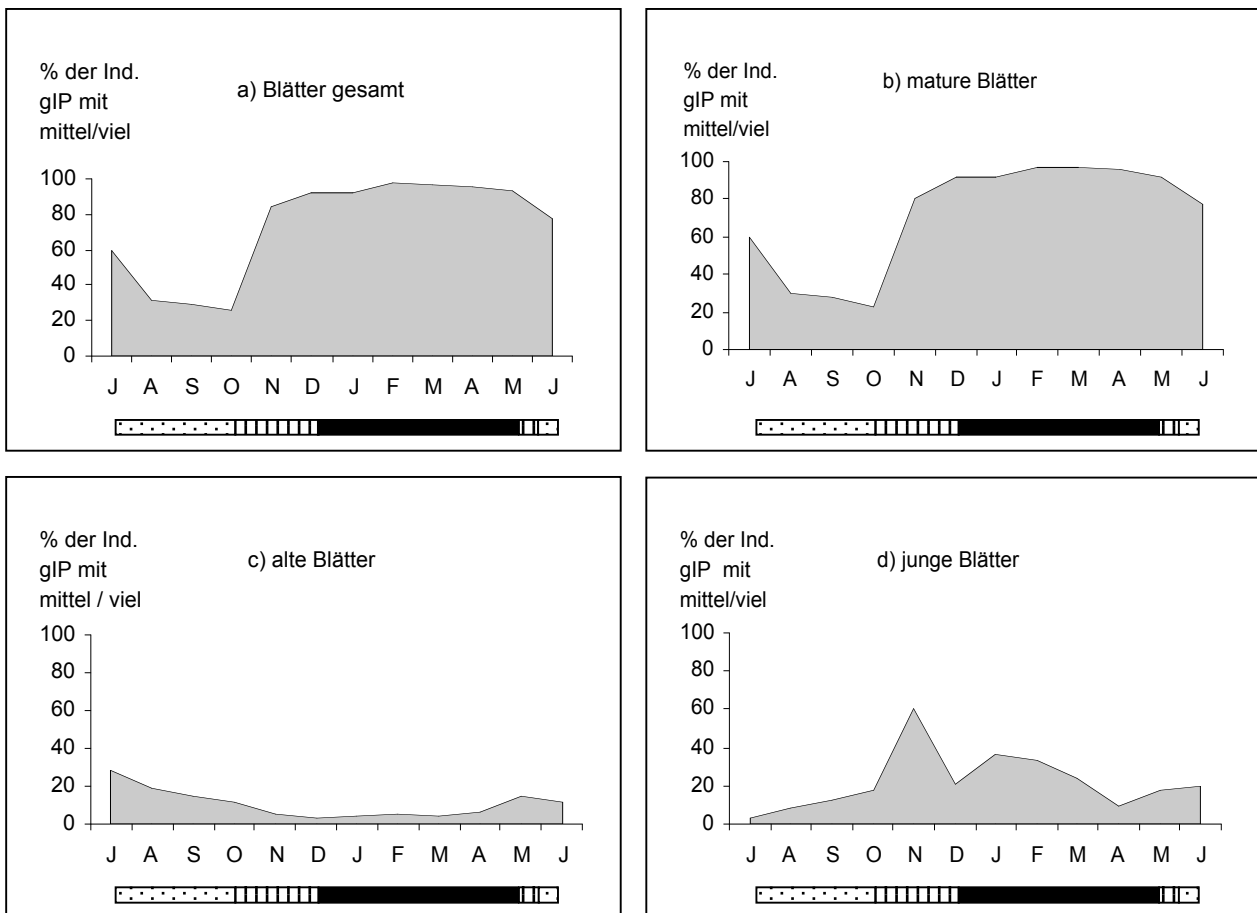


Abb. 3.17: Jahreszeitliches Gesamtangebot an 'mittel/viel' (a) Blättern insgesamt, (b) maturen (c) alten und (d) jungen Blättern, gewichtet nach dem IP-KV der Arten. Zur Orientierung sind unten jeweils die Klimabewertungen nach WALTER & LIETH (1967) angegeben: □ arid □ humid ■ perhumid.

Verfärbtes, altes Laub war nicht nur zur Trockenzeit, sondern das ganze Jahr über in geringen Mengen vorhanden (Abb. 3.17c), doch trugen nie mehr als ein Drittel aller Individuen gIP 'mittel' bzw. 'viel' dieser Phytophase. In der Regenzeit wurde sie hauptsächlich von den immergrünen, durch einen unregelmäßigen Blattwechsel gekennzeichneten Baumarten *Ficus microcarpa*, *Streblus asper* und *Exocarpus latifolia* produziert.

Der Blattaustrieb fand v.a. in den ersten drei Monaten des Wintermonsun statt, weshalb es besonders im November 1999 (60,55% der Individuen gIP) und im Januar 2000 (36,47%) viele junge Blätter gab (Abb. 3.17d). Aber auch sonst entwickelten stets einige Individuen neues Blattwerk, so dass diese Phytophase das ganze Jahr über, wenn auch meist in geringen Mengen, zur Verfügung stand. Lediglich im Juli 1999 waren junge Blätter so gut wie nicht vorhanden.



a)



b)

Abb. 3.18: Der Wald im Untersuchungsgebiet während der Regenzeit (a) und der Trockenzeit (b).

### Blüten und Früchte

Relativ viele Blüten gab es vor allem während der ersten Hälfte der Regenzeit (Abb. 3.19 a). Im November, Dezember 1999 und Januar 2000 blühten jeweils ca. 30% der Bäume; der Höhepunkt wurde mit 52% der Individuen gIP im Februar 2000 erreicht. In der restlichen Zeit des Jahres standen vergleichsweise wenige Bäume in Blüte.

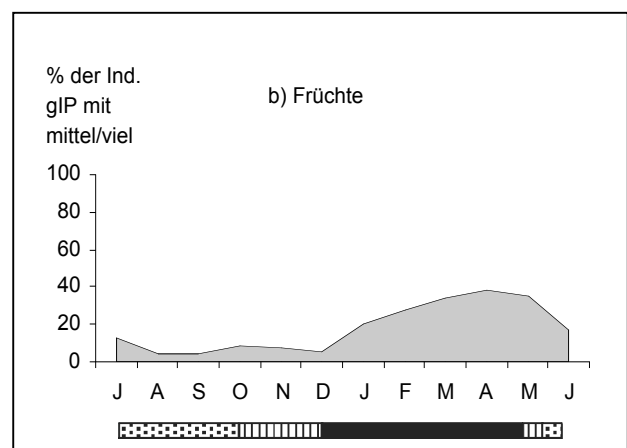
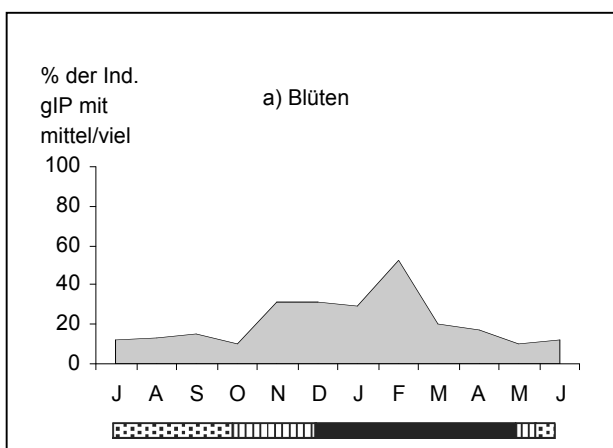


Abb. 3.19: Jahreszeitliches Gesamtangebot an 'mittel/viel' (a) Blüten und (b) Früchten, gewichtet nach dem IP-KV der Arten. Zu den Klimabalken s. Abb. 3.17.



Früchte traten erst in der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraumes in nennenswerten Mengen auf (Abb. 3.19 b). Von Juli bis einschließlich Dezember 1999 waren sie auffällig selten. Die Monate August und September 1999 erwiesen sich als besonders karge Zeit, in der, gewichtet nach IP, bis auf *Phyllanthus emblica*, *Ficus microcarpa* und *Streblus asper* kaum eine Baumart Früchte bereitstellte. Das geringe Angebot im Dezember 1999 dagegen entspricht vermutlich nicht den tatsächlichen Verhältnissen, da es in diesem Monat sehr viele Früchte von *Schleichera oleosa* gab (s.o.), der ihrem IP-KV nach fünftwichtigsten Art im Untersuchungsgebiet. Da zu diesem Zeitpunkt aber nur einer der fünf Phänologiebäume fruchtete, fällt die Art hier kaum ins Gewicht. Die meisten Früchte gab es von März bis einschließlich Mai 2000, doch stellten auch dann nicht mehr als jeweils 34%, 38% bzw. 35% der Individuen gIP diese Phytophase zur Verfügung. Mit Einsetzen der Trockenzeit 2000 ging das Fruchtangebot im Juni schließlich auf 17% zurück.

### 3.3.3 Zusammenfassung

Der Wald im Untersuchungsgebiet läßt sich als trockener laubwerfender, stellenweise von Savanne durchsetzter Monsunwald charakterisieren (SCHIMPER 1935; WHITMORE 1984), dessen Struktur von relativ kleinen und schmalen, d.h. im Mittel ca. neun Meter hohen Bäumen mit einem mittleren Stammdurchmesser von ca. 16 cm geprägt wurde. Emergenten traten nur vereinzelt auf. Die im Mittel ca. 5,81 m breiten Kronen bildeten im Höhenbereich von 4-12 m ein nahezu geschlossenes Dach, das es arboricolen Tieren gestattet, sich auch ohne weite Sprünge direkt von Baum zu Baum fortzubewegen. Nur in den Savannenbereichen, d.h. vor allem den höher gelegenen Zonen des Untersuchungsgebietes, fanden sich größere Lücken im Baumbestand. Offene Grasflächen entstehen meist durch wiederholt auftretende, entweder durch den Menschen oder natürliche Umstände ausgelöste Brände (WHITMORE 1984; WHITTEN et al. 1996), die wahrscheinlich auch bei der Formation der Vegetation im Untersuchungsgebiet eine entscheidende Rolle gespielt haben bzw. immer noch spielen. Die letzten großen, vermutlich durch achtloses Wegwerfen glimmender Zigarettenstengel verursachten Brände traten während der Trockenzeiten 1987 und 1992 auf und erstreckten sich v.a. auf den Savannenbereich zwischen den Ranger-Posten Klompang und Brumbun (PUTU YASA, pers. Mitteilung). Die typischen Savannenbäume *Acacia leucophloea*, *Phyllanthus emblica* und *Albizzia lebbekoides* sind weitgehend feuerresistent, doch erinnerte so mancher rußgeschwärzter Stamm noch heute an diese Vorfälle. Kennzeichnend für den Waldtyp war weiterhin der zum Teil undurchdringliche, sich oft über mehrere Quadratmeter Bodenfläche erstreckende Unterwuchs, an dessen Ausbildung u.a. der Strauchart *Lantana camara* eine Bedeutung zukam. Auch Lianen waren relativ verbreitet, wenn auch nicht in dem für immergrüne Regenwälder typischen Ausmaß. Regelrechte 'Lianenvorhänge' fehlten, doch waren die Kletterpflanzen in 40% der Baumkronen vorhanden. Zudem trugen sie beträchtlich zur Phytomasse des Unterwuchses bei.

Es konnten insgesamt 43 Baumarten aus 21 Familien identifiziert werden, wovon die meisten jedoch sehr selten waren und daher nur geringen Einfluß auf das Ökosystem als Ganzes nehmen dürften. Für die Strukturierung des Waldes und die Ausbildung seiner pflanzlichen Biomasse waren vor allem die fünf Arten *Schoutenia ovata*, *Grewia koordersiana*, *Vitex pinnata*, *Bridelia monai-ca* und *Schleichera oleosa* verantwortlich; auf Familienebene kam den Tiliaceae und Euphorbiaceae die größte Bedeutung zu.

Ein Vergleich der Wohngebiete ergab sehr ähnliche Vegetationsverhältnisse in HR A und B. Sowohl Struktur als auch floristische Zusammensetzung unterschieden sich bis auf das Fehlen einzelner seltener Baumarten kaum. Die in der Gesamtanalyse ermittelten fünf wichtigsten Spezies bzw. wichtigsten Familien (s.o.) spielten auch in den beiden Wohngebieten eine bedeutende Rolle. Der einzige nennenswerte Unterschied, der bei der Analyse der Nahrungsökologie noch einmal aufgegriffen werden wird, bestand in der ungleichen Gewichtung der beiden Baumarten *Phyllanthus emblica* und *Streblus asper*, die je die siebtwichtigste Spezies ausmachten, im jeweils anderen Wohngebiet aber von wesentlich geringerer Relevanz waren.

Die mit den Monsunwinden in Zusammenhang stehenden saisonalen Klimaveränderungen übten entscheidenden Einfluß auf die Phänologie des Waldes aus. Sämtliche Phytophasen standen zwar das ganze Jahr über, doch in unterschiedlichem Ausmaß zur Verfügung. Während der Trockenzeit war das Angebot an Blättern, Blüten und Früchten insgesamt relativ gering. Die meisten Pflanzenarten verloren im Laufe des Sommers das gesamte Laub und der Wald wurde auffällig licht. Nur die immergrünen Spezies, ca. ein Drittel aller Baumarten, trugen dann noch relativ viele Blätter. Mit Einsetzen der Regenfälle Mitte Oktober begann eine neue Vegetationsperiode, so dass zunächst viele junge Blätter und damit bald - wie auch im weiteren Verlauf des Wintermonsun - wieder große Mengen an maturen Blättern vorhanden waren. Zudem fingen viele Pflanzen zu Beginn der Regenzeit zu blühen an, in voller Blüte jedoch stand der Wald erst im Februar. Früchte wurden vor allem in der zweiten Hälfte der Regenzeit, d.h. von Januar bis Mai/Juni, produziert, während sie in der restlichen Zeit des Jahres relativ selten waren und besonders in der Trockenzeit eine begrenzte Ressource für die Languren dargestellt haben könnten. Hier kam den ganzjährig verfügbaren Früchten von *Phyllanthus emblica* und *Ficus microcarpa* vermutlich besondere Bedeutung zu.

### 3.4 Vergleich zu anderen Habitaten

*Trachypithecus auratus* wurde bisher in zwei verschiedenen Habitaten in West-Java erforscht. KOOL (1989) führte Mitte der 1980er Jahre eine Studie in Pangandaran durch, einem ca. 530 ha großen, an der Südküste gelegenen Naturreservat, das bis 1922 zum Ackerbau genutzt und daher zum Teil abgeholzt worden war (KOOL 1989; WHITTEN et al. 1996). Sie beobachtete eine Gruppe (Gruppe 3) im nördlichen, eine Mischung aus Sekundärwald und Nutzholzplantagen (von *Tectona grandis*, *Swietenia macrophylla* und *Acacia auriculiformes*) enthaltenden Bereich, sowie eine zweite Gruppe (Gruppe 21) im südlichen Teil des Reservats, dessen Vegetation hauptsächlich aus Sekundärwald, mit vereinzelt Resten primären, immergrünen Tieflandregenwaldes bestand. BECKWITH (1995) untersuchte die Art auf ca. 1450 m Höhe im Bergregenwald des Gunung Gede-Pangrango Nationalparks.

In Tabelle 3.10 werden einige wichtige Habitat-Parameter von Gede-Pangrango, Pangandaran und vorliegender Studie gegenüber gestellt.

Klimatisch unterscheiden sich West-Java und Bali insofern, als in West-Java wesentlich höhere Niederschläge fallen (s. auch Abb. 3.3). So beträgt der monatliche Gesamtniederschlag in der von Oktober bis März/April anhaltenden regenreichen Zeit dort meist zwischen 300 und 500 mm, und auch in den regenärmeren Sommermonaten von Mai bis September fallen oft mehr als 60 bzw. sogar 100 mm Regen, weshalb ausgedehnte, mehrere Wochen anhaltende Dürreperioden wie sie im Nordwesten Balis auftreten, fehlen. In den Höhenlagen des Gunung Gede-Pangrango Nationalparks lagen die Temperaturen mit tagsüber 20-25°C bzw. nachts 17°C um 5-10°C tiefer als in den beiden Gebieten im Flachland.

Vergleicht man die man die Vegetation, so sind zwischen den Waldtypen zum einen erhebliche strukturelle Differenzen zu finden. Im Bergregenwald betrug die Bestandesdichte der Bäume mit einem Umfang ab 30 cm 217,6 Stämme/ha, die in 26-28 m Höhe ein größtenteils geschlossenes, stellenweise von bis zu 44 m hohen Überständern überragtes Hauptkronendach ausbildeten. Mit einem mittleren Durchmesser von 41 cm und einer mittleren Höhe von 15 m waren die Bäume beachtlich größer als im laubwerfenden Monsunwald Balis. Ihre Stammkreisfläche addierten sich auf 54,6 m<sup>2</sup>/ha, während in vorliegender Studie nur 8,4 m<sup>2</sup>/ha erreicht wurden. Auch im (nahezu reinen) Sekundärwald Süd-Pangandarans waren die Bäume insgesamt dicker und etwas höher als auf Bali. Ihr mittlerer Durchmesser lag bei 39,7 cm, die Stammkreisfläche betrug 39,3 m<sup>2</sup>/ha. Angaben zur mittleren Baumhöhe fehlen, doch erreichten bei KOOL ca. 40% der vermessenen Exemplare eine Höhe von mehr als 10 m, während es in vorliegender Studie nur ca. 33% waren. Größer als 15 m wurden bei Kool immerhin noch 14%, im Monsunwald Balis nur knapp 2% aller Bäume. Die Baumdichte lag in Süd-Pangandaran bei 317,5 Stämmen/ha, ein geschlossenes Kronendach fand sich in 5-20 m Höhe. In dem Plantagen/Sekundärwald-Gebiet des Nordens waren die Bäume etwas dicker und höher (geschlossenes Kronendach in 5-25 m Höhe, 36% aller Bäume höher als 15 m).

Tab. 3.10: Vergleich der Habitate, in denen *Trachypithecus auratus* bisher untersucht wurde. a: West-Java (BECKWITH 1995), b: West-Java (KOOL 1989), c: Bali (vorliegende Studie). ---: Angaben fehlen.

	Gede-Pangrango <sup>a</sup>	Pangandaran <sup>b</sup>		West-Bali NP <sup>c</sup>
<b>Klima</b>				
Jahresniederschlag	3 000 - 4 500 mm	3 000 - 4 500 mm		< 1 500 mm
Trockenmonate/Jahr	1	1		5
Tagesmaxima	20 - 25 °C	31 - 35 °C		32 - 35 °C
Tagesminima	17 °C	22,5 - 25,5 °C		23,5 - 27 °C
<b>Vegetation</b>		<i>Norden (Gruppe 3)</i>	<i>Süden (Gruppe 21)</i>	
Waldformation	Immergrüner Bergregenwald	Sekundärwald und Plantagen	Sekundärwald / Reste an Tieflandregenwald	laubwerfender Monsunwald
Baumdicke	217,6 Stämme / ha	---	317,5 Stämme / ha	338,5 Stämme / ha
mittl. Durchmesser	41 cm	---	39,7 cm	16,2 cm
mittl. Baumhöhe	15 m	(58%>10m, 36%>15 m)	(40%>10m, 14%>15m)	8,8 m
Familien	33	32	36	15
Arten	82	77	115	27
rel. Artendichte	32,41 / ha	145,28 / ha	143,75 / ha	11,30/ha

Floristisch wiesen die Habitate in West-Java ein wesentlich größeres Artenspektrum auf: Wurden in vorliegender Studie nur 27 Baumarten aus 15 Familien (bzw. *insgesamt* 43 Baumarten aus 21 Familien) gefunden, so identifizierten BECKWITH und KOOL je 82 Baumarten aus 33 Familien im Bergregenwald und 77 Arten aus 32 Familien in Nord-Pangandaran bzw. 115 Arten aus 36 Familien in Süd-Pangandaran. Die relative Artendichte lag in Bali bei 11,30 Pflanzenarten/ha, in Gede-Pangrango bei 32,41/ha und in Pangandaran bei 145,28/ha (Norden) bzw. 143,75/ha (Süden). Hierzu ist allerdings anzumerken, dass KOOL alle Bäume ab einer Höhe von 5 m mit in die Vegetationsanalyse einbezog, während bei BECKWITH und in vorliegender Arbeit das UBH-Kriterium  $\geq 30$  cm verwendet wurde.

Die beiden wichtigsten Pflanzenfamilien Balis, die Tiliaceae und Verbenaceae, sowie weiterhin die Sterculiaceae, Mimosaceae und Malvaceae kamen im Bergregenwald überhaupt nicht vor, während sie bis auf die Mimosaceae zu den wichtigsten Familien in zumindest einem der beiden Untersuchungsgebiete Pangandarans zählten. Dagegen waren die dominantesten Pflanzenfamilien des Bergregenwaldes, die Hamamelidaceae und Fagaceae, weder im Sekundär- noch im Monsunwald vertreten.

Auf Artebene dominierte im Bergregenwald *Altingia excelsa* weit vor allen anderen Spezies, zudem spielten *Ficus involucrata* und einige Vertreter der Gattung *Castanopsis* eine Rolle. Die Habitate Pangandarans wurden vor allem von den Feigenbäumen *Ficus sumatrana*, *Ficus fistulosa*, *Ficus sinuata* und *Ficus glomerata* geprägt, des weiteren kam im Sekundärwald den Arten *Hernandia peltata* und *Artocarpus elasticus* eine Bedeutung zu, während im Sekundär/Plantagen - Mischwald natürlich die Nutzhölzer *Swietenia macrophylla*, *Tectona grandis* und *Acacia auriculiformes* relativ stark vertreten waren.

## 4 DIE VERHALTENSÖKOLOGIE VON *TRACHYPITHECUS AURATUS*

### 4.1 Soziale Organisation, Gruppendynamik und Populationsdichte

#### 4.1.1 Einleitung

Primaten sind durch eine verwirrende Vielfalt von Sozialsystemen gekennzeichnet. Von allen Wirbeltierordnungen zeigen sie die größte Verschiedenheit in ihren Sozial- und Paarungsstrukturen (VOLAND 2000). Merkmale wie die Gruppengröße, das zahlenmäßige Geschlechterverhältnis und Subgruppenbildungen wie Allianzen, Paarbeziehungen oder genealogische Clans variieren dabei nicht nur in beachtlichem Umfang zwischen den Arten, sondern häufig auch zwischen Populationen derselben Spezies. Die Gründe für diese Variabilität werden letztlich in ökologischen Faktoren gesucht (DUNBAR 1993), doch sind die Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Komponenten zu komplex, als dass man einfache und generalisierbare Korrelationen zwischen Ökologie und Primatensozietäten erwarten könnte (KAPPELER 1999). Man ist sich jedoch einig darüber, dass zwei Faktoren eine besonders entscheidende Rolle bei der Herausbildung von Gruppenstrukturen spielen: die Verteilung von Nahrungsressourcen (WRANGHAM 1980) und der Raubfeinddruck (ALEXANDER 1974; VAN SCHAIK 1983). WRANGHAM's Modell geht zunächst von den Weibchen aus, deren Reproduktionserfolg in erster Linie vom Ernährungszustand abhängt, weshalb sie ihr Verhalten an der Menge und Verteilung der bevorzugten Nahrung orientieren. Kommt diese an wenigen Stellen im Habitat gehäuft vor, wie es in der Regel für Früchte oder Insekten der Fall ist, so wird um deren Zugang stark konkurriert, was die Herausbildung so genannter 'female-bonded-groups' begünstigt. Diese zeichnen sich dadurch aus, dass die Weibchen ihre Natalgruppe nicht verlassen, daher z.T. nah miteinander verwandt sind, enge, kooperative Beziehungen eingehen und die Futterquellen gemeinschaftlich gegen andere Gruppen verteidigen. Weit und gleichmäßig verteilte Nahrung wie Blätter dagegen lassen sich kaum ökonomisch monopolisieren (bzw. ist dies aufgrund des sowohl räumlich als auch zeitlich meist gleichmäßigeren Angebotes auch nicht nötig), weshalb sich v.a. bei folivoren Primaten, wie z.B. den Colobinae, so genannte 'non-female-bonded'-Strukturen finden. Hier schließen sich die Weibchen zu eher lockeren Verbänden zusammen, wechseln die Gruppe und sind somit oft nicht näher miteinander verwandt. Da bei folivorer Ernährungsweise auch innerhalb der Gruppe kaum Nahrungskonkurrenz entsteht, erübrigt sich zudem die Ausbildung ausgeprägter Dominanzhierarchien. Fraglich bleibt bei diesem Ansatz nur, warum sich diese Primatenweibchen, wenn nicht zur gemeinschaftlichen Verteidigung von Nahrungsressourcen, dann überhaupt zu Gruppen zusammenschließen. Es muß also ein weiterer, in WRANGHAM's Modell vernachlässigter Faktor berücksichtigt werden: der Raubfeinddruck (VAN SCHAIK 1983). Neben einer erhöhten Aufmerksamkeit führt bereits der rein statistische Verdünnungseffekt des Zusammenlebens (von je mehr Artgenossen ein Individuum umgeben ist, desto geringer ist die Wahrscheinlichkeit, selbst Beuteopfer zu werden) zu einer Verringerung der individuellen Risiken. Nach DUNBAR (1993) ist der Prädatorendruck sogar als der ursprüngliche Grund für die Evolution der Sozialität anzusehen, welche als positiven Sekundäreffekt zudem eine ver-

besserte Konkurrenzfähigkeit mit sich brachte. Der umgekehrte Weg ist seiner Ansicht nach wenig plausibel, da es dann eines raubfeindfreien Habitats bedurft hätte. Des Weiteren mag das Gruppenleben den Weibchen aber auch Vorteile bei der Jungenaufzucht wie kooperative Betreuung, Sammeln von Erfahrung im Umgang mit Nachwuchs und Schutz vor infantizidalen Männchen bieten.

Der Reproduktionserfolg der Männchen wird hauptsächlich durch den Zugang zu Geschlechtspartnerinnen limitiert (TRIVERS 1972), welchen sie zu maximieren versuchen und sich somit an der Verteilung der Weibchen orientieren. Die Anzahl der Männchen in einer Gruppe entscheidet sich v.a. an der Frage, inwieweit es einem Einzelnen gelingt, sich den alleinigen Zugang zu den Paarungspartnerinnen zu sichern. Aus je mehr Weibchen eine Gruppe besteht, je größer ihr Streifgebiet und je synchroner ihre Reproduktionszyklen, desto schwieriger wird es für ein Männchen, sein sexuelles Monopol aufrechtzuerhalten (VOLAND 2000). Theoretisch dürfte ein Primatenmann in der Lage sein, zehn bis zwölf Weibchen zu verteidigen (DUNBAR 1988; NEWTON 1988b).

Ferner gibt es empirische Belege dafür, dass die Anzahl der Männchen in einer Gruppe auch vom Prädatordruck abhängt (STANFORD 1998; VAN SCHAİK & HÖRSTERMANN 1994).

Wie viele, insbesondere reproduktive Mitglieder ein sozialer Verband daher enthält bzw. idealerweise umfassen sollte, wird letztendlich durch die Bilanz der 'Kosten-Nutzen-Rechnung' bestimmt. Für einige der oben genannten Vorzüge des Gruppenlebens mag gelten: je mehr sich zusammentun, desto effektiver - doch steigt damit zugleich der Konkurrenzdruck innerhalb der Gruppe an, sei es um Nahrung oder einen Paarungspartner. Außerdem herrscht in großen Gruppen generell mehr sozialer Streß vor (wovon auch an einer Auseinandersetzung nicht direkt beteiligte Mitglieder betroffen sind), was ebenfalls zu einer Begrenzung der Größe führen kann (YEAGER & KIRKPATRICK 1998).

Die asiatischen Colobinae sind üblicherweise in Haremsgruppen organisiert (YEAGER & KOOL 2000). Da die Zusammensetzung der Studiengruppen und mehr noch deren Veränderung im Laufe der Beobachtungszeit für das Verständnis noch folgender Abschnitte von besonderer Relevanz sind, werden die Ergebnisse dazu an den Anfang des verhaltensökologischen Teiles gestellt. Neben der sozialen Organisation und Gruppendynamik wird in diesem Kapitel zudem die Populationsdichte von *Trachypithecus auratus* im Bali-Nationalpark besprochen werden.

## 4.1.2 Material und Methoden

### 4.1.2.1 Material

Es wurden folgende Hilfsmittel verwendet:

Fernglas (SWAROVSKI SLC 10x42 WB), Kompaß (RECTA TURBO 20), Entfernungsmesser (RANGING RANGEFINDER VON FORESTRY SUPPLIERS, Meßbereich: 10-75m), GPS-Gerät (MAGELLAN 2000 XL), Armbanduhr, vorgefertigte Datenblätter, Schreibmaterial.

### 4.1.2.2 Methoden

Daten zur Gruppengröße und -zusammensetzung wurden außer an den Fokusgruppen an den benachbarten bzw. einigen weiteren bei den 'surveys' (s.u.) registrierten Langurengruppen erhoben. Allerdings erwies sich die Beobachtung nicht-habituierter Gruppen aufgrund ihrer Scheu als äußerst schwierig, so dass meist nur festgestellt werden konnte, aus wie vielen Erwachsenen, d.h. adulten und subadulten Individuen, und Jungtieren (Juvenile, Infantes 1 und Infantes 2) sie sich zusammensetzten. Sogar die direkt an den 'home-range' der Fokusgruppen angrenzenden Nachbargruppen blieben trotz der immer wieder stattfindenden Kontakte mit der Beobachterin im gesamten Verlauf der Studienzeit sehr scheu und ließen sich daher für längere Zeit nur aus relativ weiter Entfernung von mindestens 200 m beobachten. Korrekte Zählungen und die Identifikation der Altersklassen- und Geschlechtsklassen (insbesondere der Jungtiere) sind jedoch nur möglich, wenn die jeweilige Gruppe ausführlich und am besten aus unmittelbarer Nähe beobachtet werden kann, weshalb eine exakte Erfassung aller Alters- und Geschlechtsklassen nur bei den habituierten Fokustieren möglich war.

Zur Berechnung der Populationsdichte wurde in verschiedenen Teilen des Nationalparks Zählungen ('surveys') nach der Linien-Transekt-Methode (CAUGHLEY 1977; NATIONAL RESEARCH COUNCIL 1981) durchgeführt, wobei bereits existierende Pfade genutzt wurden. Die jeweilige Transektlänge wurde anhand von GPS-Daten ermittelt, welche bei der jeweiligen Erstbegehung ca. alle 100 m abgespeichert wurden. Die 'surveys' wurden entweder vormittags zwischen 06:30h und 11:30h oder nachmittags zwischen 13:30h und 17:30h durchgeführt. Wurde eine Langurengruppe entdeckt, so wurden folgende Daten erhoben: Uhrzeit, die Entfernung (in Metern) des ersten entdeckten Tieres vom Transekt, der Winkel der Position des ersten entdeckten Languren zum Transekt, soweit möglich die Gruppengröße und -zusammensetzung sowie die GPS-Daten des Standortes der Beobachterin, um später den Ort der Begegnung in eine Karte übertragen zu können. Die Entfernung wurde mit Hilfe des Entfernungsmessers bestimmt bzw., sofern sie außerhalb des mit dem Meßgerät erfaßbaren Bereiches lag, geschätzt; der Winkel wurde mit dem Kompaß gemessen. Die Zählungen wurden zunächst auf der Halbinsel Prapat Agung durchgeführt, ab Januar 2000 dann auch auf den südlichen Teil des Nationalparks ausgedehnt. Allerdings waren die Pfade dort mittlerweile durch die seit Oktober 1999 anhaltenden Regenfälle so stark aufgeweicht, dass sie vorerst nicht mehr begehbar waren und die 'surveys' verschoben werden mußten. Da das Ge-

biet erst ab Ende April 2000 wieder zugänglich war, ist die Stichprobe der in diesem Teil des Parks erhobenen Daten (insgesamt vier Begehungen) zu gering, um in die Analyse mit einzugehen. Die Ergebnisse beziehen sich daher nur auf die Halbinsel Prapat Agung. Die Lage, Länge, Vegetationstypen und Begehungshäufigkeit der hier durchgeführten Transekte ist Abb. 4.1 zu entnehmen. T3 begann kurz hinter dem Studiengebiet, d.h. die beiden Fokusgruppen wurden nicht in die Zählungen einbezogen. Die Daten wurde mit Hilfe des Programmes DISTANCE 4.0 (BUCKLAND et al. 2001) ausgewertet.

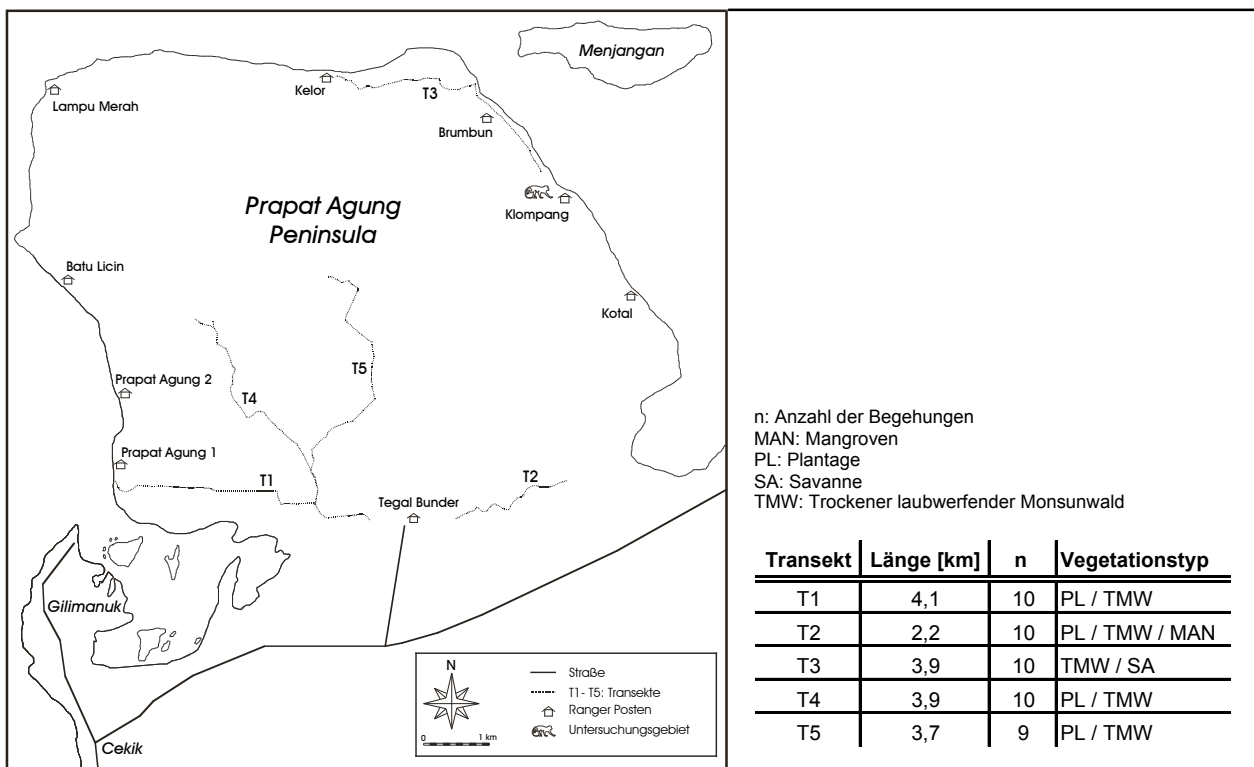


Abb. 4.1: Lage und Parameter der auf der Halbinsel Prapat Agung durchgeführten Transekte.



### 4.1.3 Ergebnisse

#### 4.1.3.1 Soziale Organisation: Gruppengröße und Zusammensetzung

Gruppe A setzte sich im Juli 1999 aus einem adulten Männchen, zehn adulten und zwei subadulten Weibchen und sieben Infantes zusammen. Darunter befanden sich sechs Weibchen der Klasse Infans 2 und ein Männchen der Klasse I1. Letzteres war Anfang März 1999 zur Welt gekommen, das jüngste Infans 2 Mitte Januar 1999. Die restlichen fünf Jungtiere waren zum Zeitpunkt der Auswahl der Gruppe als Studienobjekt im Januar 1999 bereits geboren gewesen, weshalb ihr Geburtsdatum bzw. -monat nicht bekannt ist, doch ließ sich dies anhand des Stadiums der Fellumfärbung bei vier von ihnen auf Anfang September 1998, bei dem fünften auf Mitte Dezember 1998 eingrenzen. Damit waren Anfang Juli 1999 vier der Jungtiere ca. 10 Monate, eines sechseinhalb, eines fünfeinhalb und das jüngste vier Monate alt. Am Ende der Studie bestand Gruppe A nur mehr aus einem adulten Männchen, zehn adulten und zwei subadulten Weibchen (s. Tab. 4.1).

Bei Gruppe B nahm die Individuenzahl im Laufe des Beobachtungszeitraums dagegen zu. Umfaßte sie im Juli 1999 lediglich ein adultes und ein subadultes Männchen sowie zwei adulte und drei subadulte Weibchen, so waren es im Juni 2000 ein adultes Männchen, fünf adulte und vier subadulte Weibchen, sowie zwei männliche Infantes 1 (s. Tab. 4.1).

Tab. 4.1: Zusammensetzung der Studiengruppen zu Beginn und am Ende der systematischen Datenaufnahme.

Gruppe	Zeitpunkt	Gesamtanzahl	Adulte		Subadulte		Infantes 2		Infantes 1	
			M	F	M	F	M	F	M	F
A	Juli 1999	20	1	10		2		6	1	
A	Juni 2000	13	1	10		2				
B	Juli 1999	7	1	2	1	3				
B	Juni 2000	12	1	5		4			2	

Die Zusammensetzung weiterer Gruppen ist Tabelle 4.2 zu entnehmen. Sie enthielten zehn bis sechzehn Erwachsene und drei bis zehn Jungtiere bzw. insgesamt 13 bis 23 Individuen. Unter den Erwachsenen der benachbarten M-, Ex-B- und S-Gruppe, die im Laufe der Studie wiederholt angetroffen und damit verlässlicher erfaßt werden konnten als andere, befand sich je nur ein erwachsenes, und zwar adultes Männchen. Dies schien auch bei den meisten der weiteren Gruppen der Fall gewesen zu sein (was u.a. an bestimmten, geschlechtstypischen Verhaltensweisen der Mitglieder zu sehen war), doch läßt sich dies aufgrund der zeitlich und visuell oft eingeschränkten Beobachtungsbedingungen nicht mit absoluter Sicherheit sagen. G3, eine der wenigen Gruppen, die über einen längere Zeitspanne hinweg unbemerkt observiert werden konnte, enthielt neben einem adulten noch ein subadultes Männchen. Anhaltspunkte für die Anwesenheit mehrerer adulter Männchen in einer Gruppe gab es nicht. Des Weiteren wurden im Verlauf der Studie auch keine Junggesellen-Banden (reine Männchen-Gruppen) angetroffen, doch existierten einige Hinweise auf Einzelgänger. So wurde Gruppe A zweimal von einem vermutlich solitären Männchen aufgesucht.

Tab. 4.2: Zusammensetzung weiterer Gruppen im Studiengebiet.

Gruppe	Gesamtanzahl	Adulte / Subadulte			Jungtiere Gesamtanzahl
		Gesamtanzahl	M	F	
M	21	14	1	13	7
Ex-B	21	13	1	12	8
S	13	10	1	9	3
P	19	12			7
G1	15	11			4
G3	21	16	2		5
G4	16				
G5	23				
G6	17				
G53	23	13			10
G57	16	11			5
A - Juli 1999	20	13	1	12	7
A - Juni 2000	13	13	1	12	0
B - Juli 1999	7	7	2	5	0
B - Juni 2000	12	10	1	9	2
<b>Mittel</b>	<b>17,13</b>	<b>11,92</b>			<b>4,83</b>

Damit war *Trachypithecus auratus* typischerweise in polygynen Verbänden organisiert. Berücksichtigt man sämtliche Daten, also auch die zu den obigen zwei Zeitpunkten angegebene Zusammensetzung der beiden Fokusgruppen, so bestand eine *T. auratus* - Gruppe in dieser Studie im Schnitt aus 17 (17,13) Mitgliedern, darunter zwölf adulte/subadulte Individuen sowie fünf Jungtiere der Altersklassen Juvenil und/oder Infantes 1/2.

#### 4.1.3.2 Gruppendynamik

Abbildung 4.2 zeigt die im Laufe der Hauptstudienphase eingetretenen Veränderungen der Zusammensetzung beider Studiengruppen. Da nicht alle Weibchen individuell identifiziert werden konnten (s. Kap. 2.3), ist hierzu anzumerken, dass sich evtl. nicht alle der dargestellten Linien mit absoluter Sicherheit auf jeweils dasselbe Individuum beziehen; es könnte also auch sein, dass ein Weibchen zwischen zwei monatlichen 'scan'-Blöcken die Gruppe verließ und ein anderes eintrat, wodurch die Gesamtzahl zwar gleich blieb, nicht aber die Individuen. Dies erscheint aus folgenden Gründen jedoch sehr unwahrscheinlich: zum einen blieb die Zahl der bereits vorhandenen Jungtiere in Gruppe A während der ersten Beobachtungshälfte gleich, d.h. es hätten Weibchen mit Kindern ab- bzw. zuwandern müssen, was aufgrund eines erhöhten Infantizidrisikos (s.u.) kaum anzunehmen ist. Zum anderen wäre das Hinzukommen eines neuen, nicht-habituiernten Weibchens aufgrund seiner Scheu auch bei gleichbleibender Individuenzahl aufgefallen, so dass höchstens nicht bemerkte Wechsel zwischen den beiden Fokusgruppen stattgefunden haben konnten.

Abbildung 4.2 sind vor allem zwei Aspekte zu entnehmen: die Anhäufung von Ereignissen um den Jahreswechsel 1999/2000, die im folgenden in ihrer Gesamtheit auch als 'Gruppenumbruch' bezeichnet werden, sowie die Ein- und Austritte von Weibchen.

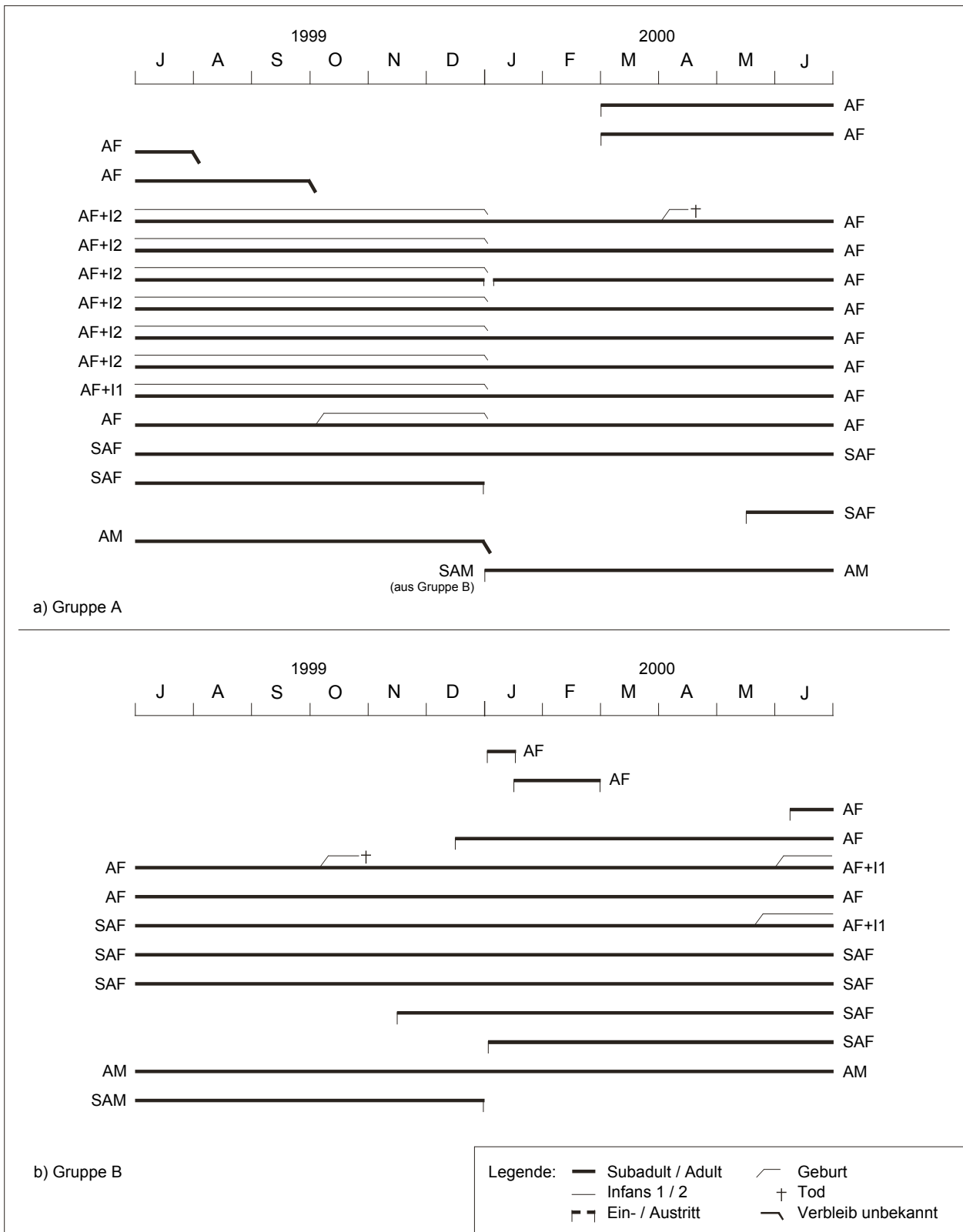


Abb. 4.2: Veränderung der Zusammensetzung der Studiengruppen im Laufe des Beobachtungszeitraumes. AF/AM: Adultes Weibchen/Männchen. SAF/SAM: Subadultes Weibchen/Männchen. I1/2: Infans 1/2.

## a) Gruppenumbruch

Die tiefgreifendste Modifikation der Gruppenstruktur, v.a. von Gruppe A, ereignete sich unglücklicherweise während der vom 19.12.1999 - 10.01.2000 eingelegten Forschungspause (s. Kap. 2.1) und konnte daher nicht direkt beobachtet werden. Beide Studiengruppen waren am 18.12.1999 noch in folgender Zusammensetzung vorgefunden worden (s. Tab. 4.3):

Gruppe A: ein adultes Männchen, acht adulte und zwei subadulte Weibchen, sieben Infantes 2 (darunter sechs Weibchen und ein Männchen) und ein männliches Infans 1

Gruppe B: ein adultes und ein subadultes Männchen, drei adulte und vier subadulte Weibchen

Tab. 4.3: Zusammensetzung der Studiengruppen vor und nach dem Umbruch. AM/AF: adultes Männchen / Weibchen, SAM/SAF: subadultes Männchen / Weibchen, I2: Infans 2, I1: Infans 1.

Gruppe	Datum	Gesamtanzahl	AM	SAM	AF	SAF	I2	I1
A	18.12.1999	19	1		8	2	7	1
	31.01.2000	10	-	1	8	1	-	-
B	18.12.1999	9	1	1	3	4		
	31.01.2000	10	1	-	4	5		

Am 11.01.2000 wurden im Untersuchungsgebiet, d.h. in einem Bereich, in dem sich die 'home-ranges' beider Fokusgruppen überlappten, zunächst zwei kleine, etwa 50 - 100 m voneinander entfernte Gruppen von sechs bzw. drei etwas nervös wirkenden, doch habituierten Languren gefunden. Da sich in ersterer neben fünf Weibchen der Haremshalter B, und in letzterer das subadulte Männchen von B befand, wurde angenommen, Gruppe B habe sich vorübergehend in zwei Subgruppen aufgespalten. Weitere Beobachtungen ergaben aber bald ein ganz anderes Bild, demzufolge sich sowohl um den Haremshalter B als auch um das subadulte Männchen B jeweils mindestens sechs erwachsene Weibchen scharten, die alle habituiert zu sein schienen. Von Gruppe A, d.h. vor allem dessen Haremshalter und den Jungtieren, fehlte dagegen jegliche Spur. Die folgenden Tage, in denen die neuen Gruppen kontinuierlich observiert und das Studiengebiet wiederholt nach den Vermissten abgesucht worden war, brachten schließlich die endgültige Gewißheit, dass der ursprüngliche Haremshalter sowie sämtliche Infantes von Gruppe A unauffindbar verschwunden waren und das subadulte Männchen von Gruppe B in die A-Gruppe gewechselt hatte. Zusätzlich zu diesen Veränderungen kam es im Laufe der nächsten Tage und Wochen sowohl in Gruppe A als auch in B zu häufigen Ein- und Austritten von Weibchen. Erst gegen Ende Januar 2000 hatte sich die Lage etwas stabilisiert und die Fokusgruppen wiesen nun folgende Formation auf (s. Tab. 4.3):

Gruppe A: ein subadultes Männchen (das aus Gruppe B), acht adulte und ein subadultes Weibchen

Gruppe B: ein adultes Männchen (dasselbe wie vorher), vier adulte und fünf subadulte Weibchen

Außer dem ursprünglichen Haremshalter und den Jungtieren fehlte Gruppe A jetzt also auch ein subadultes Weibchen, welches in Gruppe B eingetreten war. Das zusätzliche *adulte* Weibchen in Gruppe B dagegen mußte aus einer anderen Gruppe dazu gestoßen sein, schien seinem Verhalten nach zu urteilen mit der Anwesenheit der Beobachterin jedoch etwas vertraut zu sein.

Es läßt sich natürlich nicht mehr nachvollziehen, welche Ereignisse sich in dem besagten Zeitraum tatsächlich abgespielt hatten, doch mußte dem adulten Männchen von Gruppe A etwas zugestoßen sein, so dass es letztendlich nicht mehr in der Lage war, seine Gruppe zu beschützen. Die Jungtiere, welche größtenteils kurz vor der Entwöhnung gestanden hatten, wurden daraufhin sehr wahrscheinlich bei der Invasion eines fremden Männchens getötet (zu Infantizid bei Primaten s. Kap. 4.5). Wie bzw. durch wen der Haremshalter A zu Schaden bzw. gar zu Tode kam, bleibt ungelöst. Er könnte sich einerseits bei einem Sturz verletzt haben oder aber bei der Auseinandersetzung mit einem Rivalen verwundet worden sein. Eine Krankheit ist dagegen eher auszuschließen, da er bis zu dem Tag, an dem er zuletzt gesehen wurde, völlig gesund wirkte. Ein Interesse daran, seine Gruppe bzw. die Weibchen zu 'erobern', dürften besonders Männchen ohne Harem und damit ohne Fortpflanzungschancen gehabt haben, wofür zu dem entsprechenden Zeitpunkt - soweit bekannt - eigentlich nur das subadulte Männchen von Gruppe B in Frage kam. (Die oben erwähnten Begegnungen von Gruppe A mit einem solitären Männchen fanden erst im April 2000 statt.) Es ist allerdings kaum vorstellbar, dass es dem subadulten B-Männchen gelungen sein soll, das wesentlich erfahrenere und kräftigere A-Männchen abzusetzen, zumindest nicht im Alleingang. Mit der Unterstützung seines adulten Partners, dem Haremshalter von B, könnte es dagegen eine Chance gehabt haben.

Ungeklärt bleibt weiterhin, ob der Subadulte für das Verschwinden der Jungtiere aus A verantwortlich war, doch gab es im Laufe der Studie deutliche Hinweise darauf, dass er mindestens einen, evtl. sogar zwei andere Infantizide begangen hatte. So gebar eines der Weibchen von Gruppe A Anfang April 2000 ein - sofern man einen 'Seitensprung' ausschließt - noch von dem ursprünglichen Haremshalter gezeugtes Baby, das innerhalb weniger Stunden bzw. maximal ein bis zwei Tage nach der Geburt totgebissen worden war. Zwar wurde der Infantizid selber nicht beobachtet, doch konnten die festgestellten Bißspuren nur von den kräftigen Canini eines Männchens stammen (s. Abb. 4.3). Zudem war das im Oktober 1999 geborene Jungtier in Gruppe B (s. Abb. 4.2b) nach drei Wochen plötzlich (d.h. ohne erkennbare vorherige Anzeichen wie Mißhandlung durch die Mutter, Krankheit etc.) leblos vorgefunden worden. Da die Mutter das Junge zunächst jedoch weiterhin mit sich herumtrug und es dabei mit dem Arm verdeckte bzw. sich selber stets an schlecht einsehbare Orte zurückzog, war nicht zu erkennen, ob das Baby Verletzungen aufwies. Wann und wo das Weibchen es schließlich endgültig ablegte wurde nicht gesehen, und da der Kadaver trotz intensiver Suche nicht mehr aufzuspüren war, konnte nicht geklärt werden, woran das Junge ge-

storben war. Es ist nicht auszuschließen, dass es von dem subadulten Männchen getötet worden war.



Abb. 4.3: Totgebissenes Neugeborenes aus Gruppe A (April 2000).

Wie Abb. 4.2 zu entnehmen ist, wurde das subadulte Männchen am Ende der Studie als adult eingestuft, doch läßt sich der genaue Übergangszeitpunkt nicht festlegen. Solange sich der junge Langur noch in Gruppe B befand, war die Vergleichsmöglichkeit mit dem adulten Männchen gegeben, das etwas größer und v.a. kräftiger erschien. Die ersten zwei bis drei Monate nach dem Wechsel zu A wirkte das junge Männchen auch weiterhin noch relativ zierlich und unausgewachsen, was sich zudem in seinen ersten Huplaut-Versuchen (s. Kap. 4.5) äußerte, die aufgrund fehlender Resonanz wenig typisch klangen und offensichtlich erst geübt werden mußten. Nach und nach aber mauserte sich der Subadulte zu einem stattlichen Langurenmann, der im Vergleich zu Januar 2000 nicht nur einen kräftigeren Körperbau aufwies, sondern in seinem ganzen Verhalten wesentlich selbstsicherer und erfahrener wirkte. Wann genau die Geschlechtsreife eingesetzt hatte, kann ebenfalls nicht beurteilt werden. Zwar hatte der Subadulte schon in Gruppe B gelegentlich kopuliert, doch da dies stets an schlecht einsehbaren Stellen stattfand, blieb unklar, ob es dabei auch zur Ejakulation kam. Nach dem Gruppenwechsel verhielt er sich weiblichen Kopulationsaufforderungen gegenüber zunächst zurückhaltend. Bei den ab Februar dann häufiger zu beobachtenden Kopulationen traten bereits Ejakulationen auf.

#### b) Transfer

Die polygyne Gruppenstruktur bringt es meist mit sich, dass der männliche Nachwuchs ab einem gewissen Alter, d.h. ca. mit Einsetzen der Geschlechtsreife, nicht mehr von dem Haremshalter geduldet wird und die Gruppe verlassen muß (PUSEY & PACKER 1987). Dies war in vorliegender Studie bei Gruppe B der Fall. Zwischen dem adulten und dem subadulten Männchen herrschte eine klare Rangordnung, die durch bestimmte Verhaltensweisen wie z.B. Aggression und Submission zum Ausdruck gebracht wurde (s. Kap. 4.5). Bereits von Beginn der kontinuierlichen Be-

obachtungen, d.h. von April 1999 an, war abzusehen, dass der Subadulte früher oder später aus der Gruppe ausscheiden würde, was, wie oben beschrieben, dann auch zum Jahreswechsel 1999/2000 geschah. Es wechselte jedoch nicht nur das Männchen, sondern auch die Weibchen zwischen den Gruppen. Dies war einerseits daran festzustellen, dass sich deren Anzahl in beiden Gruppen im Laufe der Studie stets veränderte, zum anderen konnten manche Eintritte 'neuer' Weibchen auch direkt beobachtet werden. Wie Abbildung 4.2a zu entnehmen ist, verschwanden aus Gruppe A dauerhaft zwei adulte (zwischen Juli und August bzw. September und Oktober) und ein subadultes Weibchen, das nach dem Gruppenumbruch zu B wechselte. In diesem Zusammenhang ging zudem ein adultes Weibchen kurzzeitig zu B über, kehrte aber bald wieder zurück. An Neuzugängen kamen zwei adulte (zwischen Februar und März) und ein subadultes Weibchen (zwischen April und Mai) dazu, die (vermutlich) alle blieben. Sämtliche Ereignisse hatten sich nie an den 'scan-sampling'-Tagen, sondern stets zwischen den monatlichen Beobachtungsblöcken vollzogen. Eines der neu eingetretenen, adulten Weibchen stammte aus Gruppe B, die Herkunft der anderen beiden war unbekannt. Ein weiterer, in Abb. 4.2a nicht dargestellter Vorfall wurde direkt miterlebt und soll hier kurz beschrieben werden. Dabei handelte es sich um einen am 04.06.00, einem 'scan-sampling'-Tag von Gruppe A, stattfindenden Eintrittsversuch:

Gegen 10:30h nähert sich Gruppe A ein fremdes Weibchen, das vermutlich aus der angrenzenden M-Gruppe stammt. Sofort wird es von den A-Weibchen begutachtet bzw. auch angegriffen. Als das neue Weibchen die Anwesenheit der Beobachterin bemerkt, überschlagen sich die Ereignisse, da es plötzlich panisch flüchtet und ihm daraufhin die gesamte A-Gruppe nachsetzt. Gleichzeitig taucht zudem Gruppe B in der Nähe auf und wird mit in die Geschehnisse verwickelt. Nach einigem Hin- und Herwechseln zwischen beiden Gruppen orientiert sich das fremde Weibchen immer mehr in Richtung Gruppe B und scheint vorerst dort zu bleiben. Als Gruppe A ab 12:00h langsam weiterzieht, verliert die Beobachterin die andere Gruppe sowie das neue Weibchen allmählich aus den Augen.

In Gruppe B traten insgesamt vier adulte und zwei subadulte Weibchen ein (Abb. 4.2b). Der erste Neuzugang, eine Subadulte, mußte zwischen der Oktober- und November-Datenaufnahme dazu gestoßen sein und blieb im weiteren Verlauf der Studie. Beim ersten Kontakt mit der Beobachterin verhielt sie sich etwas scheu, ihre Herkunft war unbekannt. Die zweite Neue, ein möglicherweise aus der S-Gruppe stammendes Adulttier, trat während des 'scan-samplings' am 13.12.99 ein und blieb ebenfalls. Dieser Vorfall wird in Kapitel 4.5 näher dokumentiert werden. Die nächsten zwei Eintritte standen in Zusammenhang mit dem Gruppenumbruch. Dabei waren ein subadultes und adultes Weibchen aus Gruppe A transferiert, wovon jedoch nur ersteres weiterhin in Gruppe B blieb, letzteres dagegen bald wieder zurück wechselte (s.o.). Während der instabilen Phase direkt nach dem Gruppenumbruch kam es außerdem zu weiteren weiblichen Transfers zwischen A und B, welche sich jedoch aufgrund der zeitweise etwas verwirrenden Situation nicht exakter dokumentieren ließen. Die Herkunft des dritten im Januar neu dazugekommenen, adulten Weibchens war unbekannt. Es wechselte zwischen Februar und März zu Gruppe A. Schließlich erhielt Gruppe B dann noch einmal im Juni 2000 einen Neuzugang, wobei es sich wahrscheinlich um das oben beschriebene adulte Weibchen vom 04.06.00 handelte.

## c) Geburten

Die im Verlauf der gesamten Feldstudie in den Fokusgruppen zu verzeichnenden Geburten wurden in obigen Beschreibungen zum Teil bereits erwähnt und sollen hier noch einmal in einem Gesamtüberblick dargestellt werden (s. Tab. 4.4). Von Januar 1999 bis einschließlich Juni 2000 wurden in Gruppe A vier Languren geboren: Mitte Januar 1999 ein Weibchen, Anfang März 1999 ein Männchen, im Oktober 1999 wieder ein Männchen und im April 2000 ein Weibchen. In Gruppe B gab es von April 1999 bis Ende Juni 2000 drei bekannte Geburten. Das Geschlecht des Anfang Oktober 1999 geborenen Jungtieres, das nach drei Wochen verstarb (s.o.), konnte nicht festgestellt werden. Im Mai 2000 kamen zwei Männchen zur Welt.

Tab. 4.4: Geburten in den Studiengruppen. Zeitraum: A: Anfang, E: Ende, M: Mitte.

	Gruppe A				Gruppe B		
Geschlecht	F	M	M	F	?	M	M
Zeitraum	M Jan 1999	A Mrz 1999	A Okt 1999	A April 2000	A Okt 1999	M Mai 2000	E Mai 2000

## 4.1.3.3 Populationsdichte

Die Populationsdichte von *Trachypithecus auratus* auf der Halbinsel Prapat Agung betrug 1,94 Gruppen pro km<sup>2</sup>. Mit einer durchschnittliche Gruppengröße von 17,13 Tieren befanden sich in dem Gebiet also ca. 33 (33,23) Haubenlanguren pro km<sup>2</sup>. Zum Körpergewicht von *Trachypithecus auratus* liegen keine Daten vor, doch lässt sich die Biomasse zumindest annähernd anhand der für die nahe verwandte Art *Trachypithecus cristatus* existierenden Daten bestimmen. Allerdings gibt es auch hierfür nur Angaben zu Adulttieren - ein Männchen wiegt im Schnitt 6,61 kg, ein Weibchen 5,76 kg (FLEAGLE 1999) - , so dass der kalkulierte Wert zu hoch ausfallen wird. Um dem etwas entgegenzuwirken, wurde daher das Gewicht eines Weibchens als Berechnungsgrundlage verwendet. Demnach erreichte *Trachypithecus auratus* auf Prapat Agung eine Biomasse von ca. 191,42 kg/km<sup>2</sup>.

Tab. 4.5: Häufigkeit des Auftretens von Langurengruppen auf den verschiedenen Transekten.

Transekt	T1	T2	T3	T4	T5
mittl. Anzahl an Gruppen / Begehung	1,10	0,10	1,80	0,80	0,44
relative Dichte (Gruppen / km)	0,27	0,05	0,46	0,20	0,12

Zwischen den einzelnen Transekten gab es auffällige Unterschiede in der Häufigkeit, mit der Langurengruppen angetroffen wurden (s. Tab. 4.5). Zwar ließen sich aufgrund der relativ geringen Stichprobe von zehn bzw. neun Begehungen pro Transekt hierfür keine Einzelpopulationsdichten berechnen, doch sind Angaben zur relativen Dichte, d.h. zur durchschnittlichen Anzahl registrierter Gruppen pro Kilometer Transektlänge, möglich. Am seltensten wurde *T. auratus* entlang Transekt Nr. 2 angetroffen (0,10 Gruppen pro Begehung bzw. 0,05 Gruppen pro Kilometer Transektlänge), am häufigsten entlang Transekt Nr. 3 (1,80 Gruppen pro Begehung bzw. 0,46 Gruppen / Kilometer Transektlänge).



## 4.1.4 Diskussion

### 4.1.4.1 Gruppengröße und Zusammensetzung

Tabelle 4.6 gibt die in dieser und anderen Studien registrierten Gruppengrößen verschiedener *Trachypithecus*-Arten wieder, wobei hier lediglich reproduktive Einheiten berücksichtigt wurden. Die aufgelisteten Spezies waren wie *T. auratus* in der Regel in Haremsgruppen, d.h. Gruppen mit einem adulten Männchen und mehreren Weibchen organisiert, und umfassten zwischen drei und 25 Individuen. Lediglich bei der von BERNSTEIN (1968) untersuchten *T. cristatus*-Population traten größere Gruppen von mindestens 20 bis zu 51 Mitgliedern auf (wobei es sich ebenfalls um Haremsgruppen handelte). Dies könnte damit zusammenhängen, dass das Habitat nahe einer menschlichen Siedlung lag und *T. cristatus* zur Deckung des Nahrungsbedarfes u.a. Gärten plünderte. Damit stand den Languren ein leicht zu erschließendes, üppiges und wahrscheinlich auch qualitativ hochwertiges Nahrungsangebot zur Verfügung, was die Bildung relativ großer Gruppen erlaubte (ähnliche Befunde für *Semnopithecus entellus* s. WINKLER et al. 1993).

Tab. 4.6: Gruppengrößen reproduktiver Einheiten und Vorkommen solitärer Männchen bzw. Junggesellenbanden bei verschiedenen *Trachypithecus*-Arten. n: Anzahl der gezählten reproduktiven Gruppen; SM: solitäre Männchen; JB: Junggesellen-Banden; x: vorhanden; -: nicht beobachtet; leeres Feld: keine Angabe. Habitat-Vegetationstypen (Klassifikation s. WHITMORE 1998 und WALTER & BRECKLE 1999): FMW: Feuchter laubwerfender Monsunwald; HRW: Halb-Immergrüner Regenwald; IRW: Immergrüner Regenwald; MAN: Mangroven; MW: Monsunwald (keine näheren Angaben zur Regenmenge); PA: Park; PL: Plantagen; SA: Savanne; SW: Sekundärwald; TMW: Trockener laubwerfender Monsunwald.

Art	Gruppengröße	n	SM	JB	Habitat	Quelle
<i>Trachypithecus auratus</i>	7-23	13	x	-	TMW / SA	vorliegende Studie
<i>Trachypithecus auratus</i>	6-21	9	x	x	SW / IRW / PL	KOOL 1989
<i>Trachypithecus auratus</i>	11-23	5		-	IRW	BECKWITH 1995
<i>Trachypithecus cristatus</i>	22	1	-	-	MAN	FURUYA 1961
<i>Trachypithecus cristatus</i>	20-51	6	-	-	MAN / PA	BERNSTEIN 1968
<i>Trachypithecus francoisi</i>	10	1	x	-	IRW / SW / PL	LI 1993
<i>Trachypithecus geei</i>	3-15	14	x	x	IRW / MW / SA	MUKHERJEE 1978
<i>Trachypithecus johnii</i>	4-25	13	x	x	IRW	POIRIER 1969
<i>Trachypithecus leucocephalus</i>	10	1			IRW / SW / PL	LI 1993
<i>Trachypithecus obscurus</i>	17	2	x	-	IRW	CURTIN 1980
<i>Trachypithecus phayrei</i>	9	1			FMW	STANFORD 1988
<i>Trachypithecus pileatus</i>	5-10	9	x	x	FMW	STANFORD 1991
<i>Trachypithecus vetulus senex</i>	7-12	5		x	HRW / SW / PA	RUDRAN 1973

Welche Faktoren mögen nun für die Gruppenbildung von *Trachypithecus auratus* im West-Bali-Nationalpark von Bedeutung sein? Ein besonders hoher Prädatordruck schien im untersuchten Habitat nicht vorzuherrschen. Zwar gab bzw. gibt es im Nationalpark evtl. immer noch Großkatzen wie Tiger (*Panthera tigris balica*) bzw. Leoparden (*Panthera pardus*), doch dürften diese für arboricole Primaten eine eher geringe Gefahr darstellen (VAN SCHAİK & HÖRSTERMANN 1994). Dabei ist allerdings zu beachten, dass die Waldformation im Untersuchungsgebiet nicht geschlossen war (s. Kap. 3.3), so dass *T. auratus* gelegentlich kurze Strecken auf dem Boden zurücklegen mußte, wo-

bei sich die Tiere offensichtlich sehr unwohl fühlten (s. Kap. 4.4). Hinweise auf die Anwesenheit von Leoparden gab es im Laufe der Feldphase aber nicht. Auch Greifvögel schienen keine Rolle als potentielle Prädatoren zu spielen. Der einzige auf Primaten als Beutetiere spezialisierte Raubvogel Süd-Ost-Asiens ist der philippinische Affenadler (*Pithecophaga jefferyi*) (VAN SCHAİK & HÖRSTERMANN 1994). Andere, u.a. auf Bali vorkommende Greife wie z.B. *Spilornis cheela*, *Circus caetus gallicus* oder *Buteo buteo* sind aufgrund der geringeren Körpergröße offenbar nicht in der Lage, ausgewachsene Languren zu jagen und könnten allenfalls Jungtieren nachstellen (BROWN & AMADON 1968). Tatsächlich waren die Languren bei Auftauchen eines Raubvogels nicht weiter beunruhigt, was z.B. daran zu erkennen war, dass sie keine Warnlaute ausstießen. An einem der 'scan-sampling'-Tage, Gruppe A hatte sich gerade im oberen Drittel eines *Schleichera oleosa*-Baumes zur Mittagsruhe versammelt, näherte sich plötzlich ein großer Greif und glitt knapp oberhalb des Kronendaches über den Baum hinweg, kehrte nach einiger Zeit zurück und kreiste erneut über das Gebiet. Obwohl sie den Vogel wahrgenommen hatten, veranlaßte dies die Languren weder zur Flucht in tiefere Schichten noch zu sonstigen erkennbaren Anzeichen von Nervosität. Zu bemerken ist, dass dieses Ereignis nach dem Gruppenumbruch stattfand, sich also keine Jungtiere in der Gruppe befanden. Ähnliches berichtet BECKWITH (1995: 245) von *T. auratus* in West-Java, in dessen Habitat an Großgreifen ebenfalls *Spilornis cheela*, des weiteren *Spizaetus bartelesi* verbreitet waren, doch für die Languren scheinbar keine Bedrohung darstellten. Auf die Anwesenheit von größeren Schlangen dagegen reagierten die Languren in vorliegender Studie wesentlich aufgeregter. Als das subadulte Männchen von Gruppe B am Waldboden einmal ein derartiges Reptil (es könnte sich um eine Strahlennatter (*Elaphe radiata*) gehandelt haben, doch war eine sichere Bestimmung nicht möglich) entdeckte, stieß es mehrere Warnlaute aus, woraufhin die ganze Gruppe in seine Nähe eilte und die Schlange aufmerksam von den Bäumen aus beobachtete. Einige Weibchen äußerten zudem Fiep- bzw. Quietschlaute, die sie auch in anderen angespannten Situationen, z.B. bei Gruppenbegegnungen, häufig von sich gaben. Eine Gefahr für Adulte als auch Jungtiere sollte aber angesichts der Größenverhältnisse von Räuber und Beute nur von großen Pythons, wie dem Netzpython (*Python reticularis*) ausgehen, doch ist nicht bekannt, ob diese eher an Gewässernähe gebundenen Tiere (MEHRTENS 1993) im Studiengebiet vorkamen. Im Laufe der gesamten Feldstudie konnte kein einziger Angriff eines möglichen Prädatoren auf *Trachypithecus auratus* beobachtet werden. Das läßt natürlich nicht den Schluß zu, in dem Habitat würde tatsächlich kein Raubdruck vorliegen, doch war dieser obigen Ausführungen zufolge eher als gering einzustufen.

Generell wird angenommen, dass die Sozialstrukturen der Colobinae aufgrund ihrer Fähigkeit, weit und relativ gleichmäßig verteilte Blätter zu nutzen, weniger stark vom Faktor Nahrung geprägt werden als z.B. die der omnivoren Cercopithecinae (WRANGHAM 1980; YEAGER & KIRKPATRICK 1998). Hierzu ist allerdings anzumerken, dass die Colobinae zwar in der Lage sind, in Zeiten von

Futterknappheit bzw. bei hohem Konkurrenzdruck seitens syntoper, nicht-folivorer Primaten auf die qualitativ minderwertigere Kost auszuweichen, diese aber nicht unbedingt ihre bevorzugte Futterquelle darstellen muß. So ernährte sich *T. auratus* in dieser Studie hauptsächlich von jungen Blättern und Früchten (s. Kap. 4.3), deren Angebot im Vergleich zu murenen Blättern zeitlich und mengenmäßig wesentlich beschränkter war (s. Phänologiedaten Kap. 3.3). Des weiteren standen ihnen während der Trockenzeit nur wenige nutzbare Futterpflanzenarten zur Verfügung (s. Kap. 4.3.), so dass Nahrung zumindest zeitweise eine begrenzte Ressource dargestellt haben mag, um die möglicherweise konkurriert wurde. Wie in Kapitel 4.5 noch erläutert werden wird, fanden Auseinandersetzungen sowohl innerhalb als auch zwischen Gruppen zwar selten im Futterkontext statt, doch dürfte eine Gruppe ihren Mitgliedern dennoch besseren Zugang bieten als er für Einzelgänger besteht.

Schutz vor Infantizid konnte die Gruppe den Weibchen bzw. ihrem Nachwuchs nicht geben; im Gegenteil mag eine relativ große Gruppe in dieser Hinsicht sogar eine Gefahr darstellen, da sie auf solitäre Männchen besonders anziehend wirken kann (s.u.). Mit hoher Wahrscheinlichkeit profitieren die Weibchen aber von gemeinsamer Jungenaufzucht. Das für Colobinae typische 'Infant-handling' (s. Kap. 4.5) war auch in dieser Studie zu beobachten. Unter anderem soll es den Müttern insofern einen Vorteil bringen, als sie sich in der 'babyfreien' Zeit intensiver der Nahrungsaufnahme oder sozialen Kontakten widmen können, wobei sie durch die Anwesenheit eines klammernden Infans, das zudem oft mit einer bzw. beiden Händen gestützt wird, behindert werden (z.B. SOMMER 1985 für *Semnopithecus entellus*; STANFORD 1992 für *Trachypithecus pileatus*). Vor allem beim Fressen in den Bäumen ist eine Mutter mit Jungtier meist nicht in der Lage, die zum Pflücken von Blättern, Blüten und Früchten erforderlichen präzisen Manipulationen durchzuführen. Wie im nächsten Kapitel erörtert werden wird, wurden in dieser Studie die Weibchen, die zum Zeitpunkt der Datenaufnahme gerade ein Infans trugen, wesentlich seltener bei der Nahrungsaufnahme beobachtet als die ohne Jungtier. Des weiteren widmeten erstere nur 0,31% ihrer Zeit der gegenseitigen Fellpflege, während letztere hierbei in 2,90% der 'scans' angetroffen wurden.

Als ein die Gruppengröße *limitierender* Faktor dürfte in dieser Studie ein oftmals wenig berücksichtigter Aspekt eine Rolle gespielt haben: die reproduktive Konkurrenz zwischen den Weibchen. Darauf wird weiter unten bei der Diskussion der weiblichen Gruppen-Transfers näher eingegangen werden.

Eine durchschnittliche, reproduktive *Trachypithecus auratus* - Gruppe umfasste im untersuchten Gebiet ca. 17 Mitglieder, darunter zwölf Erwachsene. Im Vergleich dazu war Gruppe B zu Beginn der Studie mit nur sieben Individuen sehr klein und wies zudem eine etwas eigenartige Alterszusammensetzung auf: eines der beiden adulten Weibchen wirkte sehr alt, zeigte kein Aufforderungsverhalten mehr und war nicht mehr reproduktiv. Der Haremshalter äußerte ebenfalls keinerlei sexuelles Interesse an ihm. Die restlichen Mitglieder waren alle sehr jung. Dies gilt auch für das adulte Männchen, was v.a. bei einem direkten Vergleich während Auseinandersetzungen mit benachbarten Haremshaltern, aber z.B. auch an seinen noch relativ wenig 'abgenutzten' Ischialkallositäten zu sehen war. Zudem wirkte sein ganzes Verhalten besonders in den ersten Monaten der Studie etwas 'unerfahren', sei es in seiner Funktion, die Gruppenkohäsion zu bewahren, gegenüber östrischen Weibchen oder bei Begegnungen mit anderen Gruppen (s. Kap. 4.5). Es hatte den Anschein, als hätte sich die Gruppe erst neu gebildet, worauf zudem ihr anfangs sehr kleiner 'home-range' hindeutete, den sie im Laufe der Beobachtungszeit dann immer mehr erweiterten (s. Kap. 4.4). Da in vorliegender Studie beide Geschlechter die Gruppe wechselten, ist eine Gruppenneubildung bei *T. auratus* außer durch die Übernahme eines neuen Männchens oder durch Spaltung einer Einheit in zwei kleinere Gruppen auch durch Zusammenschluß mehrerer, aus verschiedenen Gruppen abgewanderter Tiere denkbar.

In der Zusammensetzung von Gruppe A fiel bereits bei ihrer Auswahl als Fokusgruppe im Januar 1999 auf, dass die zu diesem Zeitpunkt vorhandenen fünf Jungtiere noch sehr klein und bis auf das Jüngste in etwa gleich, d.h. etwa vier Monate alt, also ca. im März/April 1998 gezeugt worden waren<sup>1</sup>. Demnach dürfte sich Gruppe A vermutlich Anfang 1998 formiert haben. Da die vier Weibchen etwa zum selben Zeitpunkt konzipiert hatten, es jedoch keine ausgesprochenen Fortpflanzungsperioden gab (s. Diskussionsteil Kap. 4.3), ist es nicht unwahrscheinlich, dass ihre Gruppe damals von Haremshalter A übernommen worden war, sie dabei ihren Nachwuchs verloren und dadurch einen synchronen Zyklus entwickelt hatten.

In vorliegender Arbeit gab es erstaunlich wenig Hinweise auf den Verbleib von 'überschüssigen', d.h. aus ihrer Natalgruppe vertriebenen Männchen. Diese schließen sich meist in Junggesellen-Banden zusammen, was gegenüber dem Einzeldasein gewisse Vorteile mit sich bringen kann (NEWTON & DUNBAR 1994; YEAGER & KOOL 2000). Neben den bereits erörterten generellen Vorzügen des Gruppenlebens gehören dazu die gegenseitige Unterstützung beim 'Stürzen' eines Haremshalters (s. z.B. HRDY 1977; WOLF & FLEAGLE 1977) bzw. besonders für junge, körperlich noch nicht ausgereifte Männchen der Schutz vor jenen (CROOK & GARTLAN 1966). In dieser Studie waren weder im Untersuchungsgebiet noch bei einem Zensus reine Männchen-Gruppen angetroffen worden. Dies berichten auch andere der in Tab. 4.6 angeführten Autoren, die z.T. nicht einmal Einzelgänger beobachten konnten. Die plausibelste Erklärung hierfür ist, dass derartige Gruppen

<sup>1</sup> Die Schwangerschaftsdauer von *Trachypithecus auratus* beträgt ca. 5,5 - 6 Monate (VOGT 1997).

übersehen wurden oder im untersuchten Bereich nicht vorkamen (z.B. BERNSTEIN 1968; FURUYA 1961). Nicht selten werden Junggesellen-Banden von den oft dominanteren Haremsgruppen in Randgebiete abgedrängt (s. z.B. RUDRAN 1973). Eine weitere interessante Überlegung ist, dass möglicherweise schon von Geburt an ein unausgeglichenes Geschlechterverhältnis zugunsten weiblichen Nachwuchses vorliegt, also überdurchschnittlich viele Töchter geboren werden. Dass derartige Mechanismen bei Primaten prinzipiell existieren, ist bekannt (z.B. MCFARLAND SYMINGTON 1987; PAUL & KUESTER 1990; SILK 1983). Der Vorteil für ein in einer polygynen Sozialstruktur lebendes Primatenweibchen, mehr Töchter zu bekommen, wäre darin zu sehen, dass diese sich mit wesentlich größerer Wahrscheinlichkeit fortpflanzen werden als ein Sohn. Sollte es einem Männchen gelingen, jemals einen Harem zu übernehmen, so wird es vielleicht schon nach zwei Jahren (s.u.) wieder abgelöst und dabei womöglich sogar alle von ihm gezeugten Kinder getötet. Es ist jedoch anzumerken, dass ein solcher Mechanismus nach FISHER's Prinzip des ausgeglichenen Geschlechterverhältnisses (FISHER 1930) auf Populationsebene betrachtet keine evolutionsstabile Strategie wäre. Würden überdurchschnittlich viele Töchter produziert, so würde irgendwann ein Mangel an Männchen vorherrschen und damit ein starker Selektionsdruck in Richtung Söhne produzierender Mütter entstehen, bis die Sexualproportion wieder das Verhältnis 1:1 erreicht hätte. Es könnte aber ein vorübergehender Trend vorgelegen haben. Um diese Hypothese zu testen, müsste allerdings eine Langzeitstudie an möglichst vielen, entsprechend habituierten Gruppen durchgeführt werden. Die Daten aus vorliegender Studie sind problematisch. Unter den insgesamt acht Kindern von Gruppe A waren sechs Weibchen und zwei Männchen; in Gruppe B wurden zwei Männchen geboren, das Geschlecht des dritten Babys ist unbekannt. Die Angaben reichen nicht aus, um in dieser Hinsicht näher interpretiert zu werden.

#### 4.1.4.2 Transfer

Da ihr Reproduktionserfolg hauptsächlich vom Ernährungszustand abhängt, erweist es sich für Primatenweibchen gegebenenfalls als vorteilhafter, in ihrer Geburtsgruppe zu bleiben. Hier sind sie mit dem lokalen und zeitlichen Nahrungsangebot vertraut und befinden sich unter Umständen in einem sozialen Netzwerk, das ihnen den Zugang zu diesen Ressourcen ermöglicht (POPE 1989; WASER & JONES 1983). Dabei spielt wieder die Art der bevorzugten Nahrung bzw. deren räumliche Verteilung im Habitat eine Rolle, weshalb weibliche Philopatrie z.B. für frugivore Primaten generell von größerer Bedeutung ist als beispielsweise für die mehr folivoren Colobinae (MOORE 1984; WRANGHAM 1980; 1987). Für letztere mag daher ein Verlassen der Natalgruppe mit weniger Kosten verbunden sein, doch erklärt dies noch nicht, warum sie, wie inzwischen von vielen Vertretern bekannt (NEWTON & DUNBAR 1994; YEAGER & KOOL 2000), abwandern. Hierfür werden verschiedene Ansätze diskutiert (STERCK 1997; YEAGER & KOOL 2000), die sich gegenseitig nicht ausschließen müssen:

1. Vermeiden von Inzest.
2. Finden eines qualitativ besseren Habitates.
3. Finden eines 'besseren' Paarungspartners (Hypothese der 'besseren' Gene).
4. Vermeiden von Infantizid:
  - a) je größer die Anzahl reproduktiver Weibchen in einer Gruppe, desto attraktiver wirkt sie auf fremde Männchen, d.h. das Infantizidrisiko steigt. Als mögliche Gegenstrategie verlassen Weibchen entweder die Gruppe und schließen sich einer kleineren an, oder sie verhindern eine Größenzunahme, indem sie junge, nullipare Weibchen ausweisen (CROCKETT & JANSON 2000).
  - b) Weibchen mit noch abhängigem Nachwuchs verlassen nach einer Übernahme durch ein fremdes Männchen zusammen mit ihrem Kind die Gruppe und schließen sich dem abgesetzten Haremshalter, also dem Vater ihres Kindes an (RUDRAN 1973; HRDY 1977).
  - c) Weibchen ohne abhängigen Nachwuchs 'suchen sich' ein Männchen, das ihre zukünftigen Kinder besser beschützen kann als das Männchen, mit dem sie gerade zusammenleben (z.B. wenn dieses nicht mehr in der Lage ist, die Gruppe effektiv vor Attacken fremder Männchen zu schützen, s. STERCK & KORSTJENS 2000).
5. Weibchen entziehen sich einem seitens ihrer Gruppenmitglieder auf sie ausgeübten Aggressionsdruck.
6. Weibchen entziehen sich dem mit zunehmender Gruppengröße steigenden Konkurrenzdruck.

Hypothese 2, 3 und 4c können mangels ausreichender Information zur vorherigen (bei Eintritt in unbekannter Herkunft) bzw. nachherigen Situation (bei Abwanderung mit unbekanntem Ziel) nicht evaluiert werden. Zu 2. ist anzumerken, dass es in vorliegender Studie kaum möglich war, mit einem Gruppenwechsel ein wesentlich besseres Habitat zu finden. Die Habitatqualität mißt sich v.a. an der Primärproduktion der Vegetation und dem Nährwert des Futters, also an der Menge und Qualität des Nahrungsangebotes (DUNBAR 1988). Die Weibchen hätten daher die Vegetationszone wechseln und damit eine unwahrscheinlich große Entfernung (s. Kap. 3.1) zurücklegen müssen (s. auch YEAGER & KOOL 2000). Zu 4c ist zumindest soviel bekannt, dass es in dem Zeitraum, in dem die beiden kinderlosen, adulten Weibchen aus Gruppe A abwanderten (zwischen Juli und August bzw. September und Oktober 1999, vgl. Abb. 4.2a), keine Hinweise darauf gab, der Haremshalter könne die Gruppe nicht mehr ausreichend beschützen.

Die Hypothesen 1, 4b und 5 sind aus folgenden Gründen auszuschließen:

1. Das Argument, Weibchen würden abwandern, um Inzucht zu vermeiden, wird zum einen dadurch geschwächt, dass auch Männchen die Gruppe verlassen. Zweitens ist die Ägidendauer eines Haremshalters vermutlich kürzer als das Alter, in dem die Geschlechtsreife der Weibchen einsetzt (YEAGER & KOOL 2000), d.h. die Gefahr, dass sich Töchter mit ihren Vätern fortpflanzen müßten, gering bzw. nicht gegeben. In dieser Studie verschwand das A-Männchen

noch bevor seine ältesten Kinder vollständig entwöhnt waren, seine Residenz hatte vermutlich nicht länger als zwei Jahre gedauert (vgl. auch *Semnopithecus entellus*: SOMMER 1985). Bei *Presbytis thomasi* kann ein Männchen eine Gruppe allerdings im Schnitt sechs Jahre lang halten (STEENBEEK et al. 1999). Sollte auch bei *T. auratus* eine längere Residenz die Regel und somit das Inzuchtproblem zwischen Vätern und Töchtern von Bedeutung sein, so würden man erwarten, dass nur junge, nullipare Weibchen die Gruppe verlassen, doch wanderten in vorliegender Arbeit auch adulte ab.

- 4b) Diese Situation wurde nicht beobachtet. Das Verschwinden des Haremshalters A war nur mit einem gleichzeitigen Verlust aller Jungtiere, nicht aber mit einem Verschwinden der Weibchen verbunden. Es ist natürlich nicht auszuschließen, dass das Männchen starb und die Weibchen somit gar keine Möglichkeit hatten, sich ihm zusammen mit ihrem Nachwuchs anzuschließen. Prinzipiell mag eine derartige Begebenheit zwar vorkommen, doch erklärt sie nicht die tatsächlich beobachteten Fälle transferierender Weibchen, die nie von Kindern begleitet wurden.
5. Wie unter 4.1.3.2b beschrieben und auch in Kap. 4.5 noch geschildert werden wird, hatte ein Weibchen bei Eintritt in eine fremde Gruppe zunächst mit z.T. heftigen Angriffen seitens der residierenden Weibchen zu rechnen, was zusammen mit der Tatsache, dass innerhalb einer Gruppe generell kein auffällig hohes Aggressionspotential vorherrschte, das unter 5. genannte Argument entkräftet.

Für die in dieser Studie registrierten Transfers schienen eher die mit steigender Gruppengröße verbundenen Nachteile (s. Hypothese 4a und 6) eine Rolle zu spielen. Folgende Befunde deuteten darauf hin, dass *T. auratus* - Weibchen mit ihrer Abwanderung den Wechsel in eine kleinere Gruppe zum Ziel hatten: In Gruppe B traten im Laufe der Beobachtungszeit mehr, d.h. insgesamt fünf, Weibchen ein als in die größere Gruppe A, die nur drei Neuzugänge zu verzeichnen hatte (der kurzzeitige Wechsel eines adulten A-Weibchens nach B und wieder zurück im Januar 2000 bleibt hier unberücksichtigt). Andererseits verließen insgesamt drei Weibchen Gruppe A, während aus Gruppe B nur eines verschwand. Zudem lässt sich aus dem 'timing' der Ereignisse ein Zusammenhang mit der Gruppengröße ablesen: Die Eintritte in Gruppe B fanden fast ausschließlich in der ersten Beobachtungshälfte statt (August 1999 - Januar 2000), als die Gruppe noch relativ klein war. Sie enthielt bei Neueintritt je fünf, sechs, acht bzw. neun erwachsene Weibchen. Als nächstes folgte zwischen Februar/März dann ein Austritt, so dass sich die Anzahl der Weibchen bis zum Zeitpunkt des letzten Neuzugangs im Juni 2000 wieder auf acht reduzierte. Bei A dagegen wanderten in der ersten Beobachtungshälfte (Juli 1999 - Ende Dezember 1999 / Anfang Januar 2000) Weibchen nur ab, wobei die Gruppe jeweils zwölf, elf und zehn adulte/subadulte Weibchen umfasste. Die Neuzugänge im März und April 2000 fanden in der Gruppe je neun, zehn bzw. elf weibliche Erwachsene vor.

Diese Begebenheiten legen nahe, dass kleine Gruppen auf *T. auratus* - Weibchen attraktiv wirken, während eine größere Individuenzahl sie dazu veranlasst, die Gruppe zu verlassen. Wie auch die Zählungen anderer Gruppen im Park verdeutlichen, scheint das obere Limit bei zwölf bis vierzehn Weibchen zu liegen. Nun stellt sich die Frage, welchem der oben erwähnten Nachteile einer großen Gruppe sich die Langurenweibchen am ehesten zu entziehen trachten: dem erhöhten Infantizidrisiko (4a) oder der gesteigerten Konkurrenz um Nahrung bzw. den Reproduktionspartner (6). Um dies zu beurteilen, können nur die Abwanderungen aus den Fokusgruppen betrachtet werden, da über die vorherige Situation neu eingetretener Weibchen nichts bekannt ist.

- 4a) Die Annahme, dass größere Gruppen auf fremde Männchen ohne Harem besonders anziehend wirken, konnte in vorliegender Untersuchung aufgrund der spärlichen Datenlage weder bestätigt noch widerlegt werden. Insgesamt wurde nur zweimal das Auftauchen eines solitären Männchens beobachtet, allerdings beide Male in Gruppe A. Sie ereigneten sich im April und Mai 2000, als die Gruppe je elf bzw. zwölf Weibchen enthielt. Daraufhin verließ aber keines der Weibchen die Gruppe. Die Übernahme von Gruppe A wiederum wurde nicht direkt beobachtet, weshalb ihr Ablauf und die ursprünglich daran beteiligten Individuen nicht bekannt sind. Analysiert man die registrierten Abwanderungen aus A und B, so könnte eine davon in Zusammenhang mit einem erhöhten Infantizidrisiko gestanden haben: nach dem Gruppenumbruch wechselte ein subadultes Weibchen aus A dauerhaft zu B. Zum Zeitpunkt der anderen Abwanderungen lag jedoch kein Hinweis auf eine erhöhte Angriffsfrequenz seitens außenstehender Einzelgänger vor. Damit läßt sich das Argument des Transfers als eine Strategie zur Vermeidung von Infantizid hier nicht weiter beurteilen.
6. Die besten Belege fanden sich dafür, dass sich die *T. auratus* - Weibchen mit einem Wechsel in eine kleinere Gruppe dem mit zunehmender Gruppengröße steigenden Konkurrenzdruck zu entziehen trachteten. Wie in Kap. 4.5 (Sozialverhalten) noch erläutert werden wird, dürfte dabei weniger der Zugang zu Nahrungsressourcen, sondern v.a. die Konkurrenz um Sperma eine Rolle gespielt haben. Es sei hier nur soviel vorweggenommen, dass Sperma v.a. dann zur begrenzten Ressource werden kann, wenn mehrere Weibchen gleichzeitig empfängnisbereit sind. Auch wenn, wie in dieser Studie, keine ausgesprochen synchronen Sexualzyklen vorliegen (s. Diskussionsteil Kap. 4.3.4.2 und Kap. 4.5), so können sich die einzelner Weibchen dennoch überschneiden. Je größer die Gruppe, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, dass sich zwei oder mehrere Weibchen zur selben Zeit in der Ovulationsphase befinden. Dem kann durch die Begrenzung der Gruppengröße entgegen gewirkt werden.



#### 4.1.4.3 Populationsdichte

Die unterschiedliche Häufigkeit, mit der Langurengruppen auf den einzelnen Transekten angetroffen wurden, ist mit hoher Wahrscheinlichkeit auf den störenden Einfluß des Menschen, und nicht auf Unterschiede in der Vegetation zurückzuführen. Gegen letzteres spricht zum einen, dass *T. auratus* bekanntermaßen in der Lage ist, die verschiedensten Habitate, einschließlich Mangroven und von Plantagen durchsetzte Gebiete zu besiedeln; darunter z.B. *Tectona grandis* - Plantagen, die auch einen Teil der Nutzholzflächen auf Prapat Agung ausmachten (s. Kap. 3.1) (NIJMAN 2000). Zum anderen variierte die relative Dichte auch zwischen Transekten mit ähnlichem Vegetationstyp. Die einzelnen Zensus-Strecken wurden dagegen mit unterschiedlicher Intensität vom Menschen genutzt. T2, der Transekt mit der geringsten Beobachtungsrate, war besonders stark frequentiert. Über ihn erreichten bzw. verließen einerseits die Ranger den Hauptwachposten Kotal, andererseits wurde diese Strecke von Oktober 1999 - April 2000 von Bauarbeitern benutzt, um zu ihrem Arbeitsplatz, einer zwischen den Posten Kotal und Klompang errichteten Touristenanlage (s.u.), zu gelangen. Beobachtungen an den Fokusgruppen zufolge mieden die Languren die vom Menschen benutzten Pfade zwar nicht generell, sondern hielten sich durchaus auch in der direkt am Wegrand wachsenden Vegetation auf; doch flüchteten sie bei sich näherndem Motorradgeräusch bzw. Stimmen fast stets landeinwärts, meist ohne danach wieder an den ursprünglichen Ort zurück zu kehren. Die Fluchtdistanz war allerdings sehr unterschiedlich und konnte nur wenige Meter bis zu 50 Meter oder mehr betragen. T3 wurde ebenfalls von Rangern als Zu- bzw. Abfahrtsweg zu den Posten Brumbun und Kelor, doch seltener als T2, benutzt. Es ist denkbar, dass der unmittelbare einseh- bzw. einhörbare Bereich um T2 aufgrund der höheren Nutzungsrate durch den Menschen von den Haubenlanguren gemieden und diese daher entlang dieser Strecke so selten angetroffen wurden. T1, 4 und 5 verliefen z.T. durch bzw. entlang von Plantagen, in denen, soweit während der 'surveys' festzustellen war, zwar nicht immer, doch gelegentlich gearbeitet wurde, wobei menschliche Stimmen und andere Geräusche wie der Lärm von Motorsägen noch relativ weit zu hören waren. Auch diese Gebiete wurden vermutlich aufgrund wiederholter Störungen nicht kontinuierlich von *T. auratus* aufgesucht. Von allen Transekten verlief T3 durch die abgechiedenste und vom Menschen weitgehendst unberührte Region, worauf die hier registrierte höchste Begegnungsrate zurückzuführen sein dürfte.

Darüber hinaus ist jedoch zu erwähnen, dass die zweite im West-Bali-Nationalpark vorkommende Primatenart *Macaca fascicularis* im Süden der Halbinsel weiter verbreitet war als im Norden. Es liegen zwar keine quantitativen Daten vor<sup>1</sup>, doch sprechen folgende Beobachtungen dafür: Während der gesamten Aufenthaltszeit im Studiengebiet bei Klompang (d.h. während der Habituationsphase und der sich anschließenden zwölfmonatigen Datenaufnahme) gab es kaum akustische bzw. visuelle Hinweise auf die Anwesenheit von Makaken. Auch wurden sie nie bei einem 'survey'

<sup>1</sup> Anfängliche Versuche, während der 'surveys' auch *Macaca fascicularis* mit aufzunehmen, erwiesen sich u.a. aus zeitlichen Gründen als nicht sinnvoll, so dass darauf verzichtet wurde. Im Falle einer Begegnung wurden jedoch weiterhin kurze Anmerkungen (z.B. Uhrzeit, Aufenthaltsort etc.) notiert.

auf T3, dagegen aber auf T1, T2 und im ersten Drittel von T4, des weiteren in dem sich an T2 anschließenden Mangrovenbereich angetroffen. Dennoch dürfte die unterschiedliche Begegnungsrates mit *T. auratus* in erster Linie mit den durch den Menschen verursachten Störungen zusammenhängen, da *Macaca fascicularis* am häufigsten auf T1 registriert wurde, hier aber auch die zweithöchste relative Dichte von *T. auratus* zu verzeichnen war (vgl. Tab 4.5).

Obige Ausführungen legen nahe, dass die zur Bestimmung der Populationsdichte gewählten Transekte nicht unbedingt repräsentativ für die gesamte Halbinsel waren, der Wert von 1,94 *Trachypithecus auratus* - Gruppen bzw. 33,23 Individuen pro km<sup>2</sup> daher wahrscheinlich eine Unterschätzung darstellt. Weiter ins Inselinnere reichende begehbare Wege standen jedoch nicht zur Verfügung, und ein selbständiges Anlegen von Transekten war sowohl aus zeitlichen als auch Naturschutzgründen nicht möglich. Die ermittelte Dichte liefert aber mit Sicherheit einen guten Anhaltspunkt für den in diesem Gebiet des Nationalparks tatsächlich vorliegenden Größenwert der Haubenlanguren-Population.

Bisher untersuchte Populationsdichten der Colobinae reichen von zwei (*Trachypithecus pileatus*, MUKHERJEE 1978) bis 315 Individuen pro km<sup>2</sup> (*Colobus guereza*, DUNBAR 1987). In Tabelle 4.7 sind die für verschiedene *Trachypithecus*-Arten ermittelten Werte aufgelistet. Abgesehen von Naturkatastrophen (Dürre, Brände etc.) und Krankheiten, die zu plötzlichen, z.T. massiven Einbrüchen in der Populationsdichte von Organismen führen können, wird die Größe einer Population durch den Raubfeinddruck, die Anwesenheit konkurrierender Spezies und insbesondere die Bedrohung durch den Menschen (Bejagung, Zerstörung bzw. Fragmentierung des Lebensraumes) sowie dem qualitativen und quantitativen Nahrungsangebot beeinflusst (DAVIES 1994).

Tab. 4.7: Populationsdichten (PD) verschiedener *Trachypithecus*-Arten. Habitat-Vegetationstypen s. Tab. 4.6.

Art	PD (Individuen/km <sup>2</sup> )	Habitat	Quelle
<i>Trachypithecus auratus</i>	33,2	TMW / SA	vorliegende Studie
<i>Trachypithecus auratus</i>	267,6	SW / IRW / PL	KOOL 1989
<i>Trachypithecus cristatus</i>	~160	MAN / PA	BERNSTEIN 1968
<i>Trachypithecus francoisi</i>	<45	IRW / SW / PL	LI 1993
<i>Trachypithecus johnii</i>	71,0	IRW	OATES et al. 1980
<i>Trachypithecus obscurus</i>	57,0	IRW	MARSH & WILSON 1981
<i>Trachypithecus pileatus</i>	2,0	FMW	MUKHERJEE 1978
<i>Trachypithecus pileatus</i>	52,0	FMW	STANFORD 1991

Für die extrem hohe Dichte von 267,6 *T. auratus* - Individuen / km<sup>2</sup> in Pangandaran (KOOL 1989) waren mehrere Aspekte wie das Fehlen syntoper Colobinen-Spezies, die relativ kleine Fläche des Reservates und hauptsächlich ein üppiges Futterangebot verantwortlich. Aber auch der Vegetationstyp an sich, überwiegend Sekundärwald, mag insofern eine Rolle gespielt haben, als die Abholzung des ursprünglichen Tieflandregenwaldes vermutlich zum Aussterben darauf angewiesener Spezies geführt hatte, so dass sich die Tragkapazität des Habitats für die verbleibenden Arten,

die wie *T. auratus* mit den sich neu ergebenden Nischen des Sekundärwaldes zurechtkamen, erhöhte (s. z.B. auch HARRISON 1994; SCHOENER 1991).

Im West-Bali-Nationalpark fehlen ebenfalls konkurrierende Colobinen-Arten. Des Weiteren ist der Prädatordruck - wie oben erläutert - als gering bis nicht vorhanden einzustufen. Die Populationsdichte von *T. auratus* auf der Halbinsel Prapat Agung dürfte v.a. durch das in der Trockenzeit begrenzte Futterangebot limitiert werden. Zwar müssen die Languren in dieser Jahreszeit nicht auf qualitativ minderwertigere Kost ausweichen, doch stehen ihnen insgesamt nur wenige Futterpflanzen zur Verfügung (s. Kap. 4.3). Zudem sprechen auch die im südlichen, von immergrünen Wäldern geprägten Teil des Nationalparks durchgeführten 'surveys' für einen Einfluß der Nahrungsverfügbarkeit: hier lag die Begegnungshäufigkeit bei drei Gruppen pro Transekt bzw. die relative Dichte bei 0,86 Gruppen pro Kilometer, was auf eine im Vergleich zu Prapat Agung höhere *T. auratus* - Dichte hinweist.

Eine unmittelbare Bedrohung durch den Menschen lag zum Zeitpunkt der Untersuchung offensichtlich nicht vor. Es gab zwar Wilderer im Park, doch stellten diese v.a. dem endemischen Bali-star *Leucopsar rothschildi* nach (s.u.). Allerdings besaß eine ortsansässige Familie ein in einem Käfig gehaltenes junges *T. auratus* - Männchen, das angeblich vom Tiermarkt in Denpasar stammte, doch ist nicht klar, ob es in den Wäldern Balis oder Javas gewildert worden war. Berichten der Lokalbevölkerung zufolge war es früher, d.h. bis vor ein oder zwei Generationen, üblich, Haubenglanguren zu erbeuten, u.a. um aus rituellen Gründen deren Herz zu verspeisen. Während des Studienaufenthalts gab es weder von der Bevölkerung, von Parkangestellten noch durch eigene Beobachtungen Hinweise darauf, dass dies heute noch praktiziert wird; zumindest nicht in dem Ausmaß, dass der Bestand von *T. auratus* dadurch auffällig dezimiert werden würde.

Dennoch herrschen im West-Bali-Nationalpark gewisse Mißstände vor, die auf längere Sicht u.a. eine Gefährdung der Languren mit sich bringen könnten (s. dazu auch VOGT 2001). Das größte Problem stellt die anhaltende Jagd auf *Leucopsar rothschildi* dar, die in kürzester Zeit zur Ausrottung des heute nur noch im West-Bali-Nationalpark vorkommenden Vogels in freier Wildbahn führen wird. Im Juni 2000 konnten im Freiland nur mehr 15 Tiere gezählt werden. Die vom Park betriebene Aufzuchtstation erzielt zwar gute Nachzuchterfolge, doch wurde auch sie wiederholt überfallen und dabei ein Großteil der Vögel gestohlen. Da der Nationalpark in erster Linie zum Schutz des Bali-stars gegründet wurde, ist fraglich, ob er nach dessen Verschwinden, das leider absehbar ist, weiterhin Bestand haben wird. Außerdem wurde während des Forschungsaufenthaltes mitten im Parkgebiet, d.h. zwischen den Wachposten Kotal und Klompang ein Touristenressort errichtet. Die hierfür ausgewiesene Fläche gehörte zwar offiziell zur 'intensive use zone', wurde vor einiger Zeit aber noch zur Pufferzone gerechnet und liegt nur drei Kilometer von dem streng geschützten Auswilderungs- und Brutgebiet des Bali-stars entfernt. Ist ein solches Projekt erst einmal genehmigt bzw. realisiert worden, so ist nicht auszuschließen, dass weitere folgen werden. Für die

angrenzenden Schutzgebiete stellen derartige Einrichtungen eine enorme Belastung dar (Fragmentierung des Lebensraumes, Lärmbelästigung, Umweltverschmutzung, illegale Führungen etc.). Weitere Mißstände wie illegaler Fischfang, Holzdiebstahl und das Abladen großer Mengen von Müll im Parkgebiet legen nahe, dass Naturschutzgesetze zwar auf dem Papier existieren mögen, man jedoch oft weit davon entfernt ist, sie auch umzusetzen. Die Gründe hierfür wiederum sind in den politischen, wirtschaftlichen und kulturellen Problemen zu suchen, mit denen Indonesien heutzutage konfrontiert ist, und die einem Interesse am Umweltschutz nicht förderlich sind.

#### 4.1.5 Zwischenergebnis

1. *Trachypithecus auratus* war wie die meisten asiatischen Colobinae in Haremsgruppen organisiert, die im Schnitt 17 Individuen, darunter zwölf Erwachsene (Adulte und Subadulte) und fünf Jungtiere (Infantes 1, Infantes 2 und Juvenile) enthielten.
2. Reine Männchen-Gruppen konnten nicht beobachtet werden. Sie wurden entweder übersehen oder kamen in dem untersuchten Gebiet nicht vor. Es gab jedoch Hinweise auf solitäre Männchen.
3. Der Raubfeinddruck im Untersuchungsgebiet ist als gering einzuschätzen. Die Vorteile des Gruppenlebens dürften für die Weibchen v.a. in der kooperativen Jungenaufzucht bestehen.
4. Als ein die Gruppengröße limitierender Faktor ist die mit zunehmender Größe steigende Konkurrenz der Weibchen um Sperma in Betracht zu ziehen. Darüber hinaus könnte zudem ein in großen Gruppen vorliegendes erhöhtes Infantizidrisiko eine Rolle spielen.
5. Es wanderten nicht nur die Männchen, sondern auch die Weibchen aus den Gruppen ab, wobei sie offensichtlich kleinere Verbände zum Ziel hatten. Die Gründe hierfür sind in den unter 4. genannten Gesichtspunkten zu sehen.
6. Die Populationsdichte betrug auf der Halbinsel Prapat Agung 1,94 Haremsgruppen bzw. 33,23 *T. auratus* - Individuen pro km<sup>2</sup>. Aufgrund der peripheren Lage der Transekte, welche z.T. durch vom Menschen gestörte Gebiete verliefen, dürfte es sich dabei um eine leichte Unterschätzung handeln. Die Population wird v.a. durch das in der Trockenzeit begrenzte Futterangebot limitiert. Eine unmittelbare Bedrohung durch den Menschen lag zum Zeitpunkt der Untersuchung nicht vor.

## 4.2 Aktivitätsrhythmen

### 4.2.1 Einleitung

Der Verlauf der täglichen Aktivitätsperiode freilebender Primaten wird wie bei allen tierischen Organismen von Verhaltensweisen geprägt, die zum Überleben und zur Fortpflanzung des Individuums, d.h. letztendlich zur Maximierung seiner Gesamtfitness ('inclusive fitness', HAMILTON 1964), dem 'Lebensprinzip aller Organismen' (VOLAND 2000) beitragen. Dazu gehören Nahrungssuche und -aufnahme in ausreichender Quantität und Qualität, die Fortbewegung von einer Futterquelle zur nächsten, Feindvermeidung, das Aufsuchen eines Reproduktionspartners, Jungenaufzucht, Verteidigung von Ressourcen etc..

Welche Aktivität jeweils im Vordergrund steht bzw. wieviel Zeit in sie investiert werden soll, hängt zum einen von inneren Faktoren ab. Hierzu gehören sowohl artspezifische Charakteristika wie die Körpergröße, Physiologie, Ernährungsweise, Tag-/Nachtaktivität usw., als auch individuelle Merkmale wie das Geschlecht, Alter, der momentane Ernährungszustand, Reproduktionszustand etc.. Zum anderen wird das Aktivitätsmuster von äußeren Gegebenheiten wie dem Klima, dem Nahrungsangebot, der Habitatqualität, dem Raubfeinddruck, der Anwesenheit von Konkurrenten usw. beeinflusst und ist damit einem steten Wandel unterworfen.

Lebt das Individuum - wie nahezu alle anthropoiden Primaten - in einer Gruppe, so muß es zudem seine eigenen Bedürfnissen mit denjenigen der anderen Mitglieder koordinieren und einen Teil der ihm zur Verfügung stehenden Zeit sozialen Interaktionen widmen.

Inwiefern nun innere Motivationsfaktoren und äußere Umstände die Art und Weise, in welcher Tiere entscheiden, was sie als nächstes tun, beeinflussen, läßt sich mit Hilfe theoretischer Optimalitätsmodelle (KREBS & DAVIES 1981, 1996) untersuchen und zu einem gewissen Grad vorhersagen. Das Optimalitätskonzept wurde erstmals 1966 von MACARTHUR & PIANKA (1966) in Zusammenhang mit der Nahrungssuche formuliert, daraufhin weiter entwickelt (SCHOENER 1987) und auf andere Bereiche der Verhaltensökologie angewendet (s. z.B. HORN 1981; McCLEERY 1981). Es beruht im Grunde genommen auf einer Kosten-Nutzen-Rechnung, deren Bilanz über den Anpassungswert einer Verhaltensweise in einer bestimmten Situation entscheidet. Dieser wiederum rechnet sich in der Währung der Gesamtfitness, also nach Maßgabe der relativen Zunahme von Kopien individueller Gene, auf deren Ebene die natürliche Selektion letztendlich angreift (DAWKINS 1994).

Der Alltag im Leben eines Primaten wird typischerweise durch die vier Hauptkategorien Nahrungsaufnahme, Fortbewegung, Ruhen und Sozialverhalten bestimmt (DUNBAR 1988; FLEAGLE 1999). Da jedes Verhalten Energie benötigt, kommt dem Nahrungserwerb unter den zur Wahl stehenden Aktivitäten in der Regel eine besondere Bedeutung zu (MCFARLAND 1999). Nahrungssuche und -aufnahme stellen eine komplexe Verknüpfung verschiedener Prozesse wie Lokalisation, Auswahl, Ergreifen, manipulative Präparation, Ingestion und Kauen der Nahrung sowie Wechsel zwischen

den Futterplätzen dar. Diese in ihrer Gesamtheit als Fouragieren bezeichneten Faktoren müssen alle gegeneinander abgewogen werden, um eine bestmögliche Energieversorgung zu erzielen (HOUSTON & MCNAMARA 1986, 1988). Dabei spielen v.a. die Qualität und insbesondere die räumliche wie zeitliche Verteilung des Nahrungsangebotes innerhalb des Habitats eine entscheidende Rolle und beeinflussen nicht selten auch das Fortbewegungsverhalten von Primaten. So erhöhen einige Arten bei Nahrungsknappheit den Zeitanteil der Fortbewegung und des Fressens (z.B. *Colobus satanas*: MCKEY & WATERMAN 1982) und nutzen qualitätsärmere Nahrung (z.B. *Chlorocebus aethiops*: WRANGHAM & WATERMAN 1981; *Papio cynocephalus*: ALTMANN & ALTMANN 1970; *Theropithecus gelada*: DUNBAR 1977), während andere diese Aktivitäten verringern und so ihren Energiehaushalt niedrig halten (z.B. *Presbytis melalophos*: BENNETT 1986; *Symphalangus syndactylus*: CHIVERS 1977).

Dagegen scheint der Zeitanteil, der in das Sozialverhalten investiert wird, bei manchen Primatenarten ungeachtet äußerer Umstände weitgehend gleich gehalten zu werden (z.B. *Macaca sylvanus*: FA 1986; *Papio* spp.: DUNBAR & SHARMAN 1984; *Theropithecus gelada*: DUNBAR & DUNBAR 1988). Dabei handelt es sich v.a. um Spezies, die in sog. 'female-bonded-groups' (s. Kap. 4.1) leben und zur Aufrechterhaltung der Sozialstrukturen vergleichsweise viel Zeit mit sozialen Interaktionen beschäftigt sind.

Wird es aufgrund gewisser Gegebenheiten erforderlich, den Aufwand für eine bestimmte Aktivität zu erhöhen, so erfolgt dies häufig auf Kosten von Ruhephasen (*Chlorocebus aethiops*: LEE 1984; *Macaca* spp.: FA 1986; SETH & SETH 1986; *Saguinus* spp.: TERBORGH 1983; *Theropithecus gelada*: DUNBAR & DUNBAR 1988). Ruhen (d.h. während der täglichen Aktivitätsphase eingelegte Ruhephasen) wird daher oft als ein fakultatives Verhalten angesehen, auf das, sobald alle obligatorischen Aktivitäten abgedeckt worden sind, die noch verbleibende Restzeit entfällt. DUNBAR (1988) räumt jedoch ein, dass auch der Inaktivität eine wichtige Bedeutung zukommen kann, sei es zur Muskelregeneration, als Maßnahme gegen Überhitzung oder zur Verdauung. Letzteres trifft v.a. auf folivore Primaten wie z.B. die Colobinae und Alouattinae zu, da während der zur Aufspaltung der Blattnahrung ablaufenden Fermentationsprozesse offensichtlich keine anderen körperlichen Aktivitäten ausgeführt werden können und diese Primaten also einen nicht unerheblichen Teil ihres Zeitbudgets mit Ruhen verbringen *müssen*. Da bei Primaten generell eine inverse Relation zwischen dem Ruhe- und Sozialverhalten besteht (DUNBAR 1988) und überwiegend folivore Spezies oft weniger Zeit mit sozialen Interaktionen verbringen als frugil- bzw. omnivore Arten (s. z.B. RAEMAKERS 1979), wird häufig argumentiert, eine folivore Ernährungsweise würde aufgrund des damit verbundenen erhöhten Ruhebedarfs zu dem bei folivoren Primaten zu beobachtenden Mangel an komplexen Sozialstrukturen führen (s. z.B. DUNBAR 1988). Dies erscheint jedoch zu oberflächlich betrachtet, wenn man bedenkt, dass bereits das Verteilungsmuster der jeweils bevorzugten Nahrung einen wesentlichen Einfluß auf den Charakter der sich herausbildenden Sozialstruktur ausübt (WRANGHAM 1980, s. Kap. 4.1). Im Gegensatz zu monopolisierbaren Futterquellen wie

Früchten rufen gleichmäßig im Lebensraum verteilte Blätter kaum Konkurrenzsituationen hervor, weshalb sich hier die Ausbildung komplexer sozialer Allianzen erübrigt und die Weibchen seltener interagieren. So verbringen z.B. die hauptsächlich folivoren Berggorillas (*Gorilla gorilla beringei*) weniger als 4% der Zeit mit Sozialverhalten (FOSSEY & HARTCOURT 1977; STEWART & HARTCOURT 1987) oder lassen sich z.B. zwischen den Weibchen der Colobinae im allgemeinen weniger Interaktionen beobachten als zwischen denjenigen der Cercopithecinae (NEWTON & DUNBAR 1994).

In diesem Abschnitt werden als Basis für noch folgende Kapitel grundlegende Daten zum Aktivitätsbudget der beiden *Trachypithecus auratus* - Gruppen gegeben und im Vergleich zu anderen Colobinen, d.h. hauptsächlich *Trachypithecus* spp., diskutiert werden.

#### 4.2.2 Methoden

Die den Ergebnissen zugrundeliegenden Daten wurden von Juli bzw. August 1999 bis einschließlich Juni 2000 mittels der 'scan-sampling'-Technik erhoben (s. Kap. 2.2). Aufgrund der diskontinuierlichen Anwesenheit von Jungtieren in beiden Gruppen (s. Kap. 4.1) beziehen sich alle dargestellten Ergebnisse auf die subadulten und adulten Gruppenmitglieder. Die Aktivitätsbudgets der Altersklassen Infans 1 und Infans 2 werden im Abschnitt 4.2.3.4 (Geschlechts- und altersspezifische Unterschiede) gesondert behandelt werden.

Zur Auswertung wurden die verschiedenen Verhaltenselemente zunächst in neun Hauptkategorien eingeteilt, die Tab. 4.8 zu entnehmen sind (Definition s. Anhang II). Diese Einteilung erschien aus verschiedenen Gründen wie alters- und geschlechtstypischem Verhalten, Bedeutung der einzelnen Elemente, Vergleichbarkeit mit anderen Studien etc. am sinnvollsten. Während des 'Klammers' konnten Jungtiere z.B. Milch saugen oder schlafen, doch war dies oft nicht näher zu erkennen. 'Nahrungsaufnahme' schloß neben der Aufnahme fester Nahrung auch Wassertrinken mit ein.

Tab. 4.8: Verhaltenskategorien zur Berechnung des Aktivitätsbudgets.

Adulte / Subadulte		Jungtiere	
Nahrungsaufnahme	Fortbewegung	Klammern	Fortbewegung
Ruhen	Sozialverhalten	Nahrungsaufnahme	Spielen
Umhersehen	Vokalisation	Ruhen	Vokalisation
Beobachten	Sonstiges	Umhersehen	Sonstiges
Scannen		Beobachten	

Die Berechnung der Jahreswerte (4.2.3.1) beruht auf der absoluten Häufigkeit einer Verhaltenskategorie bezogen auf alle 22770 Individuellen Aktivitätseinheiten (IAE) bei Gruppe A bzw. 20642 IAE bei Gruppe B (s. Anhang III), und wird als 'Prozent aller IAE' (abgekürzt: % IAE) angegeben. Da bei dieser Analyse methode jeder individuelle Datensatz einzeln gewertet wird, besteht die Gefahr der Übergewichtung von Verhaltensweisen, die von vielen Gruppenmitglieder gleichzeitig

ausgeführt werden und daher sehr leicht zu sehen sind (z.B. Ruhen oder Fressen). KAVANAGH (1978) schlägt daher eine Gewichtung der Daten vor, indem jede IAE eines 10-Minuten-'scans' durch die Anzahl aller IAE desselben 'scans' geteilt wird und somit jeder 'scan', egal wie viele Tiere dabei gesichtet wurden, mit dem Wert eins in die Analyse eingeht. Somit werden also alle 'scans' gleich stark gewichtet ('equally weighting'). Dadurch schrumpft allerdings der Stichprobenumfang. Sollten sich die mit dieser Methode und die über die ungewichteten Daten ermittelten Prozentwerte nicht auffällig voneinander unterscheiden, d.h. die jeweiligen Binomialen 95%-Konfidenzintervalle (SOKAL & ROHLF 1995) überlappen, so können nach KAVANAGH (1978) die ungewichteten Datensätze zur Analyse herangezogen werden. Da dies in vorliegender Studie der Fall war (s. 4.2.3.1 und Anhang V), basieren alle weiteren Berechnungen auf den ungewichteten Rohdaten.

Die Analyse der Monats- und Tageswerte erfolgte wie die der Jahreswerte, nur bezogen auf die jeweils pro Monat bzw. Stunde vorliegende IAE-Gesamtanzahl. Letztere ergab sich aus der Summe aller pro Stunde erhobenen 10-Minuten-'scans'. So umfaßt z.B. der für vormittags zwischen 10:00h und 11:00h angegebene Wert alle um 10:00h, 10:10h, 10:20h, 10:30h, 10:40h und 10:50h durchgeführten 'scans'. Wie Anhang III zu entnehmen ist, liegen für die Zeit nach 18:00h aus folgenden Gründen keine 'scan-sampling'-Daten vor. Während der Trockenzeit wurde es zwischen 18:15h und 18:30h dunkel, so dass eine vernünftige Datenaufnahme aufgrund der sich verschlechternden Lichtverhältnisse nicht mehr möglich war. In der Regenzeit war es zwar etwas länger hell (Sonnenuntergang zwischen 18:15h und 18:45h), doch mußte das Studiengebiet spätestens um 18:30h verlassen werden, um den aufgrund der anhaltenden Regenfälle immer schwieriger zu befahrenden Waldabschnitt der Motorradstrecke noch bei Helligkeit passieren zu können. Es existieren daher lediglich einige wenige Datensätze für die Zeit nach 18:00h, die wegen der geringen Anzahl nicht in die quantitative Analyse mit einbezogen wurden.

Zur Berechnung der geschlechts- und altersspezifischen Aktivitätsbudgets wurden aufgrund des Gruppenumbruchs nur die Daten der ersten sechs (Gruppe A) bzw. fünf Beobachtungsmonate (Gruppe B) herangezogen. Daher liegen Aktivitätsbudgets von Jungtieren nur für Gruppe A vor. Wie in Kapitel 2.3 bereits erwähnt wurde, konnten die erwachsenen Weibchen bei der Datenaufnahme nicht *immer* eindeutig als adult oder subadult eingestuft werden, so dass die beiden Altersklassen bei der Auswertung zusammengefaßt wurden und im Ergebnisteil als 'Weibchen' bezeichnet werden.

Neben den 'gepoolten' Analysen wurden für die statistische Überprüfung zudem Tages- bzw. Monatswerte ermittelt. Aus Gründen der Übersichtlichkeit werden in den meisten Abbildungen dennoch die Absolutwerte und nicht die Mittelwerte samt Standardabweichungen dargestellt.



Für einen Vergleich von Regen- und Trockenzeit wurde der Monat Oktober 1999 noch zur Trockenzeit gezählt, da das 'scan-sampling' von Gruppe A noch vor und das von Gruppe B nur wenige Tage nach Einsetzen der ersten Regenfälle des Wintermonsun stattgefunden hatte (s. Anhang III und Kap. 3.2) und die Vegetationsverhältnisse daher noch der zur trockenen Jahreszeit vorgefundenen Situation entsprachen. Damit basiert die Datengrundlage der Trockenzeit bei Gruppe A auf fünf Monaten (Juli - Oktober 1999 und Juni 2000), bei Gruppe B auf vier Monaten (August - Oktober 1999 und Juni 2000), die der Regenzeit bei beiden Gruppen auf sieben Monaten (November 1999 - Mai 2000).

Zusätzlich zu den Tagesbeobachtungen wurde bei Gruppe A vom 19. auf den 20. Mai 2000 (einer Vollmondnacht) eine Nachtwache gehalten und dabei 'ad-libitum'-Notizen gemacht.

## 4.2.3 Ergebnisse

### 4.2.3.1 Jahreswerte

Abbildung 4.4 zeigt sowohl die auf ungewichteten als auch gewichteten Datensätzen basierenden Ergebnisse der Analyse des Aktivitätsbudgets von Gruppe A und Gruppe B. Die Beschriftungen der drei Verhaltenskategorien 'Scannen', 'Vokalisation' und 'Sonstiges' wurden der Übersichtlichkeit halber weggelassen, sie betragen jeweils weniger als 2,50 % (s.u.).

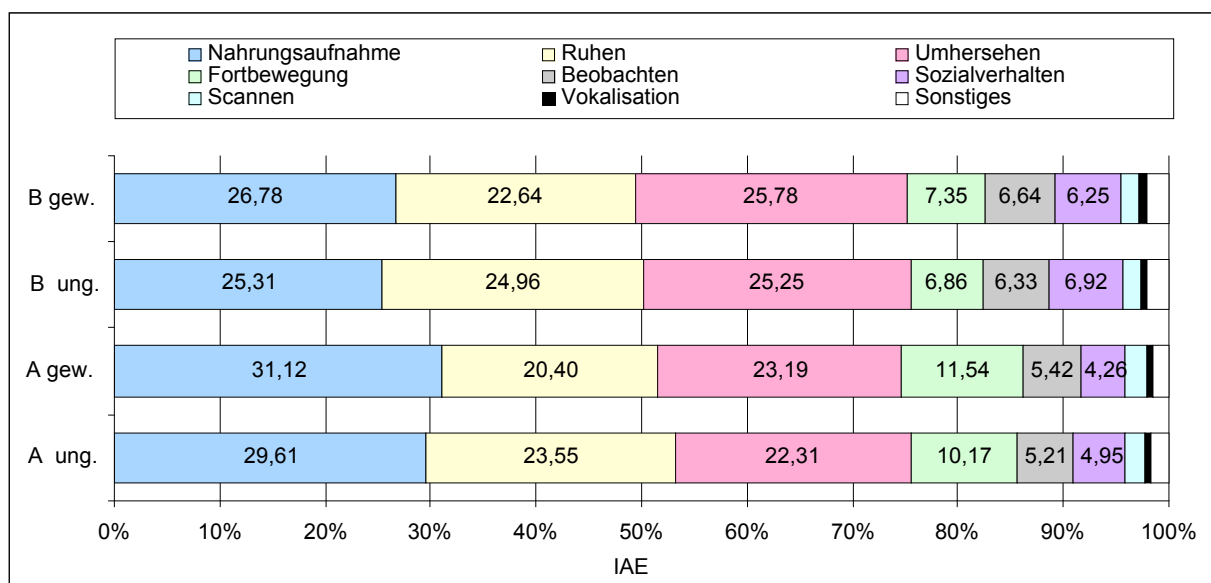


Abb. 4.4: Prozentualer Anteil der verschiedenen Verhaltenskategorien am Gesamtbudget der beiden Studiengruppen.

Zunächst seien die Resultate der beiden Auswertungsmethoden betrachtet. Sowohl bei Gruppe A als auch bei Gruppe B wichen die für jede Verhaltensweise ermittelten gewichteten Daten nur geringfügig von den ungewichteten Werten ab. So lag der mittlere Prozentunterschied für Gruppe A bei 0,24%, für Gruppe B bei 0,14%. Die größte Differenz war bei beiden Gruppen in der Verhal-

tenskatégorie 'Ruhen' zu finden, welche durch die nicht kompensierten Daten etwas überrepräsentiert erschien: bei Gruppe A lag der ungewichtete Wert mit 23,55% aller IAE um 3,15% über dem kompensierten Wert von 20,40%, bei Gruppe B mit 24,96% um 2,32% über dem kompensierten Datensatz von 22,64%. Dies hängt damit zusammen, dass 'Ruhen' relativ leicht zu beobachten war und sich die Languren dabei meist in unmittelbarer Nähe zueinander aufhielten, so dass bei jedem 'scan' sehr viele bzw. sogar alle Gruppenmitglieder erfasst werden konnten.

Bei den übrigen Verhaltenskategorien betrug der Unterschied zwischen nicht kompensierten und kompensierten Daten meist weniger als 1,00% und höchstens 1,51% (Gruppe A: Nahrungsaufnahme). Insgesamt lagen bei beiden Gruppen die Binomialen 95%-Konfidenzintervalle (SOKAL & ROHLF 1995) der ungewichteten Werte aller Verhaltenskategorien innerhalb der 95%-Vertrauensbereiche der entsprechend gewichteten Daten (s. Anhang V) und erfüllen damit das von KAVANAGH (1978) geforderte Kriterium der Reliabilität. Alle weiteren Ergebnisse basieren daher auf der ungewichteten Datenanalyse.

Betrachtet man nun die (ungewichteten) Datensätze von Gruppe A bzw. B, so lässt sich folgendes feststellen:

1. Das Aktivitätsbudget beider Langurengruppen wurde von den drei Verhaltensweisen 'Nahrungsaufnahme', 'Ruhen' und 'Umhersehen' dominiert. Gruppe A vereinigte insgesamt 75,47%, Gruppe B 75,52% aller IAE auf diese Aktivitäten. Am meisten Zeit wurde jeweils in die Nahrungsaufnahme investiert, womit Gruppe A nahezu ein Drittel (29,61%), Gruppe B ein Viertel (25,31%) aller IAE verbrachte. Des weiteren trugen bei beiden Gruppen 'Fortbewegung', 'Beobachten' und 'Sozialverhalten' einen nennenswerten Betrag, d.h. jeweils mindestens 5% zum Aktivitätsbudget bei, während die restlichen Kategorien 'Scannen', 'Vokalisation' und 'Sonstiges' einen nur geringen Anteil ausmachten.
2. Beide Gruppen unterschieden sich signifikant in der prozentuale Verteilung der IAE auf die neun Hauptkategorien ( $\text{CHI}^2 = 367,41$ ;  $\text{FG} = 8$ ;  $p < 0,0001$ ). So wandte Gruppe A wesentlich mehr Zeit für die 'Nahrungsaufnahme' (*im Mittel* 29,24% versus 25,29%; MANN-WHITNEY-U-TEST:  $U = 973,5$ ;  $n_1 = 55$ ;  $n_2 = 55$ ;  $p = 0,001$ ) und 'Fortbewegung' (10,22% versus 6,83%;  $U = 510$ ;  $p < 0,0001$ ) auf, Gruppe B dagegen für 'Beobachten' (6,44% versus 5,11%;  $U = 1036,5$ ;  $p = 0,004$ ) und 'Sozialverhalten' (6,69% versus 4,89%;  $U = 934$ ;  $p = 0,001$ ). Letztere verbrachte zudem etwas mehr Zeit mit 'Ruhen' und 'Umhersehen' als Gruppe A, doch waren diese Unterschiede nicht signifikant ('Ruhen': 25,06% versus 23,81%;  $U = 1382$ ;  $p = 0,435$  und 'Umhersehen': 25,04% versus 22,83%;  $U = 1195,5$ ;  $p = 0,058$ ). Die restlichen Kategorien waren bei beiden Gruppen annähernd gleich stark vertreten: auf 'Scannen' entfielen bei Gruppe A im Mittel 1,73%, bei Gruppe B 1,79% ( $U = 1322,5$ ; n.s.) auf 'Vokalisation' 0,59% bzw. 0,56% ( $U = 1503,5$ ; n.s.) und auf 'Sonstiges' 1,59% bzw. 2,00% aller IAE ( $U = 1417,5$ ; n.s.).

### 4.2.3.2 Monatliche Variation

Die monatliche Variation in der Verteilung der Aktivitäten von Gruppe A und Gruppe B ist Abbildung 4.5 zu entnehmen, wobei unter der Kategorie 'Rest' die drei Verhaltensweisen 'Scannen', 'Vokalisation' und 'Sonstiges' zusammengefasst wurden. Beide Gruppen zeigten im Jahresverlauf signifikante Schwankungen in der prozentualen Zusammensetzung des Aktivitätsbudgets (Gruppe A:  $\text{CHI}^2 = 1070,73$ ,  $\text{FG} = 88$ ,  $p < 0,0001$ ; Gruppe B:  $\text{CHI}^2 = 755,89$ ,  $\text{FG} = 80$ ,  $p < 0,0001$ ), unterschieden sich jedoch darin, für welche der einzelnen Verhaltensweisen der zeitliche Aufwand jeweils variiert wurde. So lagen z.B. in der Kategorie 'Nahrungsaufnahme' nur bei Gruppe A tatsächliche, d.h. signifikante Schwankungen vor (KRUSKAL-WALLIS-H-TEST, s. Tab. 4.9), was für die Analyse der Nahrungsökologie der Languren von Bedeutung ist und worauf in Kap. 4.3 näher eingegangen werden wird. An dieser Stelle sollen hierzu lediglich die für diesen Abschnitt relevanten Ergebnisse besprochen werden. Wie aus Abbildung 4.5a hervorgeht, wandte Gruppe A im August 1999 am meisten (36,52%) und im November 1999 am wenigsten Zeit (25,15%) für die Nahrungsaufnahme auf. Das Jahresmittel lag bei 29,08% ( $n=12$ ). Überdurchschnittlich mehr Zeit verbrachten die Tiere mit diesem Verhalten v.a. in den Monaten des Sommermonsun 1999 (Juli - Oktober 1999), wohingegen mit Ausnahme von Mai 2000 sämtliche Monate des Wintermonsun (November 1999 - April 2000) mit Werten zwischen 25,15% bis 28,78% unterdurchschnittlich vertreten waren, d.h. Gruppe A investierte in der Trockenzeit mehr Zeit in die Nahrungsaufnahme als in der Regenzeit (MANN-WHITNEY-U-TEST:  $U = 272$ ;  $n_1 = 25$ ;  $n_2 = 35$ ;  $p = 0,013$ ). Um herauszufinden, auf Kosten welcher Verhaltenskategorie diese 'Extrazeit' verfügbar gemacht wurde, wurden SPEARMAN-Rangkorrelationen berechnet. Dabei ergab sich ein negativer Zusammenhang zwischen 'Nahrungsaufnahme' und 'Sonstiges' ( $n = 12$ ;  $r_s = -0,6014$ ;  $p < 0,0001$ ).

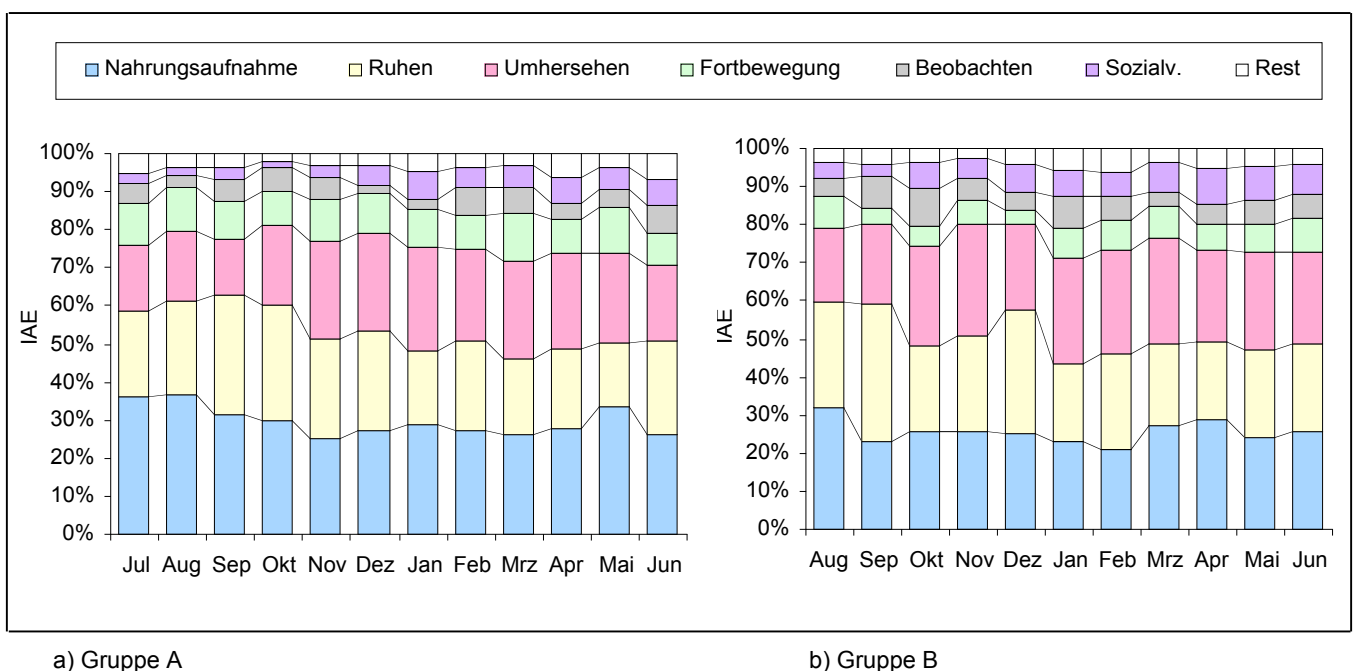


Abb. 4.5: Monatliche Variation der prozentualen Zusammensetzung des Aktivitätsbudgets der Studiengruppen.

Der Faktor 'Saison' beeinflusste bei Gruppe A zudem das Ruheverhalten. So wurden in den trockenen Monaten mehr bzw. längere Ruhepausen am Tag eingelegt (d.h. im Mittel 26,78% aller IAE auf Ruhen verwendet) als in den feuchten Wintermonaten (im Mittel 21,84% IAE; MANN-WHITNEY-U-TEST:  $U = 277$ ;  $n_1 = 25$ ;  $n_2 = 35$ ;  $p = 0,016$ ). Vor allem während der heißen Mittagsstunden zogen sich die Tiere häufig unter Schatten spendende Felsvorsprünge bzw. in Felshöhlen zurück, um dort bis zu vier Stunden zu ruhen (s. 4.2.3.3. Tagesrhythmen).

Gruppe B zeigte ebenfalls signifikante Schwankungen im Ruheverhalten (Tab. 4.9), doch verliefen diese eher unregelmäßig (Abb. 4.5b) und es konnte kein signifikanter Unterschied zwischen Trocken- und Regenzeit festgestellt werden (MANN-WHITNEY-U-TEST:  $U = 273$ ;  $n_1 = 20$ ;  $n_2 = 35$ ;  $p = 0,178$ ). Sehr viel geruht wurde in den Monaten September (36,38%) und Dezember 1999 (32,43%), wenig dagegen im Oktober 1999 (22,68%), Januar (20,43%) und April 2000 (20,29%).

Tab. 4.9: Test auf signifikante Schwankungen der monatlichen Variation des Zeitaufwandes für die neun Verhaltenskategorien bei Gruppe A und B. Rangvarianzanalyse nach KRUSKAL & WALLIS (KRUSKAL-WALLIS-H-TEST). k = Faktorstufen (Monate); n: Umfang der Stichprobe (Tage); FG: Freiheitsgrade.

Aktivität	Gruppe	k	n	FG	H	p
Nahrungsaufnahme	A	12	5	11	21,05	0,033 *
	B	11	5	10	13,56	0,194 n.s.
Ruhen	A	12	5	11	19,87	0,047 *
	B	11	5	10	18,56	0,046 *
Umhersehen	A	12	5	11	34,27	< 0,001 ***
	B	11	5	10	18,22	0,051 n.s.
Fortbewegung	A	12	5	11	16,97	0,109 n.s.
	B	11	5	10	30,11	0,001 ***
Beobachten	A	12	5	11	31,16	0,001 ***
	B	11	5	10	23,78	0,008 **
Sozialverhalten	A	12	5	11	34,09	< 0,001 ***
	B	11	5	10	29,83	0,001 ***
Scannen	A	12	5	11	22,49	0,021 *
	B	11	5	10	14,66	0,145 n.s.
Vokalisation	A	12	5	11	27,11	0,004 **
	B	11	5	10	17,45	0,065 n.s.
Sonstiges	A	12	5	11	37,97	< 0,001 ***
	B	11	5	10	21,63	0,017 *

Bei Gruppe B variierte im Gegensatz zu Gruppe A auch der monatliche Zeitaufwand für die Fortbewegung. Besonders von Januar - Juni 2000 waren die Languren wesentlich 'bewegungsfreudiger' als in den Monaten vorher (MANN-WHITNEY-U-TEST:  $U = 173$ ;  $n_1 = 25$ ;  $n_2 = 30$ ;  $p = 0,001$ ). Wurden von August bis Dezember 1999 im Mittel 5,67% aller IAE in die Fortbewegung investiert, betrug dieser Anteil in der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraumes durchschnittlich 7,80%. Wie die Analyse der Habitatnutzung noch zeigen wird (Kap. 4.4), war dies allerdings nicht mit einer Verlängerung der zurückgelegten Tagesstrecken verbunden, sondern auf diverse Veränderungen in der Gruppenstruktur zurückzuführen.

Bei keiner der beiden Gruppen war ein Unterschied im Fortbewegungsverhalten zwischen Trocken- und Regenzeit (Gruppe A:  $U = 387,5$ ;  $n_1 = 25$ ;  $n_2 = 35$ ;  $p = 0,4534$ ; Gruppe B:  $U = 311$ ;  $n_1 =$

20;  $n_2 = 35$ ;  $p = 0,495$ ) noch eine signifikante Korrelation mit der monatlichen Regenmenge festzustellen (SPEARMAN-Rangkorrelation: Gruppe A:  $n = 12$ ,  $r_s = -0,049$ ;  $p = 0,8799$ ; Gruppe B:  $n = 11$ ,  $r_s = -0,1$ ;  $p = 0,7699$ ).

Ein zeitlicher Mehraufwand für eine bestimmte Aktivität erfordert automatisch eine Reduktion einer bzw. mehrerer anderer Verhaltensweisen. Wie bereits erwähnt, erfolgt dies häufig auf Kosten von 'Ruhen' bzw. 'Inaktivität', worauf, sobald alle wichtigen Aktivitäten wie z.B. die Nahrungsaufnahme oder die zum Erreichen verschiedener Futterquellen notwendige Fortbewegung abgedeckt worden sind, die noch zur Verfügung stehende 'Restzeit' entfällt. In diesem Fall würde man eine negative Korrelation zwischen dem entsprechend erhöhten Verhalten und 'Ruhen' erwarten. Ein derartiger Zusammenhang war sowohl bei Gruppe A als auch bei Gruppe B nur mit der Kategorie 'Sozialverhalten' gegeben (Gruppe A:  $n = 12$ ,  $r_s = -0,6294$ ;  $p = 0,028$ ; Gruppe B:  $n = 11$ ,  $r_s = -0,6636$ ;  $p = 0,026$ ), wohingegen der zeitliche Mehraufwand für weitere Verhaltensweisen entweder mit einer Einschränkung anderer Aktivitäten verbunden war (wie z.B. bei Gruppe A die 'Nahrungsaufnahme' auf Kosten von 'Sonstiges', s.o.) oder aber zu keiner der verbleibenden acht Kategorien, also auch nicht zu 'Umhersehen', das man ebenfalls als 'Inaktivität' betrachten kann, in negativem Bezug stand. Über 'Inaktivität' wurde demnach also nicht einfach frei verfügt. Dieses Ergebnis steht in Einklang mit dem eingangs angeführten Befund, dass folivore Primaten wie die Languren tagsüber immer wieder ausgiebige Ruhepausen einlegen müssen, um dem Körper ausreichend Zeit und Energie zu geben, die zum Teil schwer verdauliche Pflanzennahrung aufzuspalten und nutzbar zu machen. 'Inaktivität' stellte für *Trachypithecus auratus* also eine vergleichsweise wichtige Verhaltensweise dar, für die zumindest ein gewisser Anteil des Aktivitätsbudgets 'reserviert' werden mußte. Allerdings bestand bei keiner der beiden Gruppen eine positive Korrelation zwischen 'Nahrungsaufnahme' und 'Ruhen' oder 'Umhersehen', d.h. eine Erhöhung des zeitlichen Aufwands für das Fressverhalten bedingte nicht automatisch auch eine Zunahme an 'Inaktivität'. Dies ist zum einen darauf zurückzuführen, dass mit 'Nahrungsaufnahme' nicht nur das tatsächliche Einverleiben von Futter gemessen wurde, sondern auch jegliche damit zusammenhängende Manipulation wie Auswahl und Pflücken von Futterteilen, Entfernen von Schalen etc.; d.h. eine Zunahme an 'Nahrungsverhalten' bedeutete nicht unbedingt, dass auch mengenmäßig mehr gefressen wurde. Zum anderen muß berücksichtigt werden, was, d.h. welches Pflanzenteil jeweils bevorzugt verzehrt wurde, da Früchte leichter aufzuspalten und damit schneller zu verdauen sind als Blätter. Diese Aspekte werden im Abschnitt Nahrungsökologie näher analysiert werden.

### 4.2.3.3 Tagesrhythmen

Im folgenden wird ein typischer Tagesablauf von Gruppe A geschildert. Da Gruppe B ein ähnliches Muster zeigte, wird an dieser Stelle auf die Darstellung der Ergebnisse von B verzichtet. Sie sind Anhang VI zu entnehmen.

Die tägliche Aktivitätsperiode begann während der Dämmerung ca. 15 - 20 min vor Sonnenaufgang (05:53h-06:37h), und war daran zu erkennen, dass ein bzw. mehrere Gruppenmitglieder definitiv die nächtliche Ruhephase beendeten, indem sie z.B. ihren Schlafplatz verließen, koteten, urinieren oder zunächst einfach nur umhersahen. Der Haremshalter 'scannte' meist gleich nach dem Aufwachen die Gegend, vermutlich hauptsächlich um zu kontrollieren, ob sich andere Langueren-Gruppen in Sichtweite befinden, bzw. um sich, ehe er und seine Gruppe aufbrachen, einen generellen Überblick über die nähere Umgebung zu verschaffen. Die Tiere wandten sich dann relativ schnell der Futtersuche und -aufnahme zu, so dass zwischen 6:00h und 7:00h bereits 34,23% aller IAE auf die 'Nahrungsaufnahme' entfielen (s. Abb. 4.6).

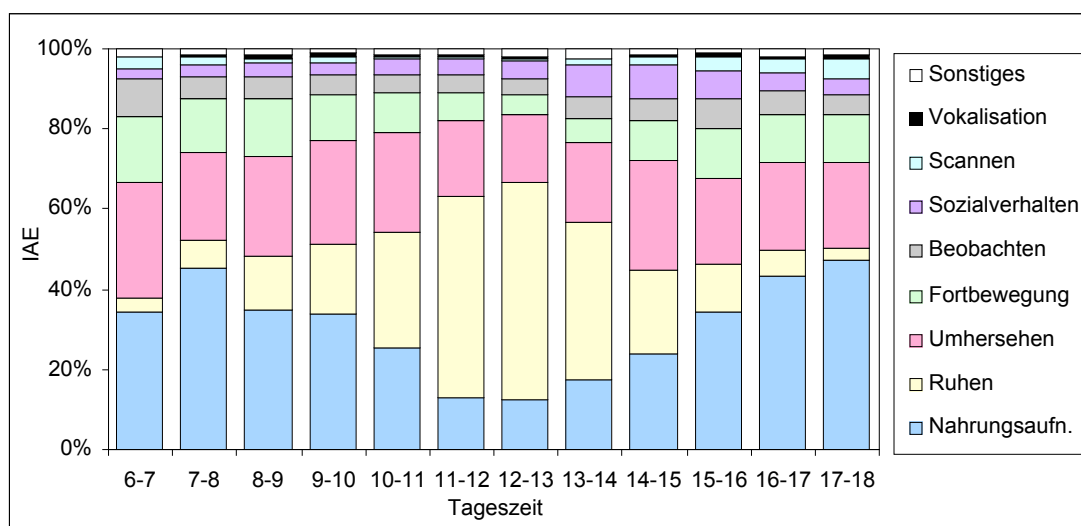


Abb. 4.6: Tageszeitliche Verteilung der prozentualen Anteile der verschiedenen Verhaltenskategorien am Gesamtbudget von Gruppe A.

Auch der weitere Verlauf des Vormittags wurde von diesem Verhalten geprägt. Die morgendliche Freißphase hielt meist bis 11:00h an. Sie erreichte zwischen 7:00h und 8:00h mit 45,06% aller IAE ihren Höhepunkt und nahm zwischen 8:00h und 10:00h noch gut ein Drittel (34,58% bzw. 33,64%), zwischen 10:00h und 11:00h ein Viertel der Zeit (25,39%) in Anspruch. Dabei bewegten sich die Tiere langsam von einer Futterquelle zur nächsten weiter. Die Anteile der Fortbewegung lagen vormittags (6:00h - 11:00h) durchschnittlich bei 13,14%. Unterbrochen wurden das morgendliche Freißwandern (Fouragieren) durch gelegentliche Phasen der Inaktivität, und zwar hauptsächlich durch Umhersehen. Dieser Verhaltenskategorie kam generell, d.h. mit Ausnahme der zwei Stunden von 11:00h-13:00h den ganzen Tag über, mit im Mittel 23,89% ein relativ hoher Anteil am stündlichen Aktivitätsbudget zu.

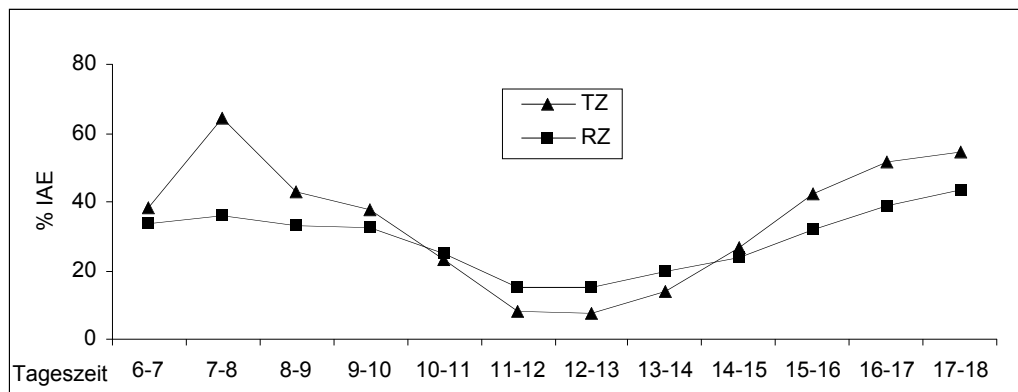
Zur Tagesmitte wurde eine längere Ruhepause eingelegt. Dazu zog sich die Gruppe ab ca. 11:00h, bzw. in der Trockenzeit auch schon eher (s.u.), für etwa drei bis vier Stunden an einen schattigen Rastplatz zurück. Waren die Mitglieder während des Fouragierens zum Teil relativ weit verstreut gewesen, versammelten sie sich nun wieder auf vergleichsweise engen Raum: So besetzte die Gruppe zwischen 7:00h und 11:00h im Mittel pro 'scan' 1054,82 m<sup>2</sup> (bzw. 1,69 Planquadrate à 25x25m, s. Habitatnutzung, Kap. 4.4), wohingegen sie während der Mittagszeit zwischen 11:00h und 14:00h im Mittel nur 987,60 m<sup>2</sup> (bzw. 1,58 Quadrate)'scan' benutzte (MANN-WHITNEY-U-TEST:  $U = 707453,5$ ;  $n_1 = 1425$ ;  $n_2 = 1079$ ;  $p = 0,0002$ ). Als Raststätte wurden in der Regenzeit meist ein bzw. mehrere benachbarte große Bäume, wie z.B. *Ficus microcarpa* oder *Schleichera oleosa* gewählt, deren dicke Äste einen bequemen Ruheplatz abgaben. In der Trockenzeit dagegen trugen nur wenige Bäume ausreichend Laub, um genug Schatten zu spenden, so dass sich die Languren in den Mittagsstunden in Felsnischen zurückzogen. Zwischen 11:00h und 12:00h sowie zwischen 12:00h und 13:00h wurde am meisten Zeit mit Ruhen verbracht (50,57% bzw. 54,05% IAE); davor (10:00h-11:00h) bzw. danach (13:00h-14:00h) betrug der Anteil am stündlichen Aktivitätsbudget je 28,94% bzw. 39,22%.

Frühnachmittags, nach dem Aufwachen, widmeten sich die Languren meist ausführlich der gegenseitigen Fellpflege, so dass die Kategorie 'Sozialverhalten' zwischen 13:00h und 15:00h ihre höchsten Tageswerte (8,30% und 8,43%) erreichte. Ab ca. 15:00h brach die Gruppe schließlich zur zweiten Freß- und Wanderphase auf, wobei vor allem der späte Nachmittag, d.h. die Zeit zwischen 16:00h und Sonnenuntergang noch einmal ausgiebig zur Nahrungsaufnahme genutzt wurde. Sie nahm zwischen 16:00h und 17:00h 43,13% und zwischen 17:00 und 18:00h 47,13% aller IAE in Anspruch. Während des nachmittäglichen Fouragierens wurde zudem, hauptsächlich wieder vom Haremshalter, in zunehmenden Maße die Umgebung 'gescannt'. Der höchste Anteil von 'Scannen' am Aktivitätsbudget fand sich mit 5,26% IAE im Zeitraum von 17:00h bis 18:00h. Dieses abendliche 'Scannen' diente sehr wahrscheinlich dazu, vor Aufsuchen des nächtlichen Ruheplatzes nochmals die Reviergrenzen zu kontrollieren und gleichzeitig festzustellen, ob andere Gruppen in der Nähe sind.

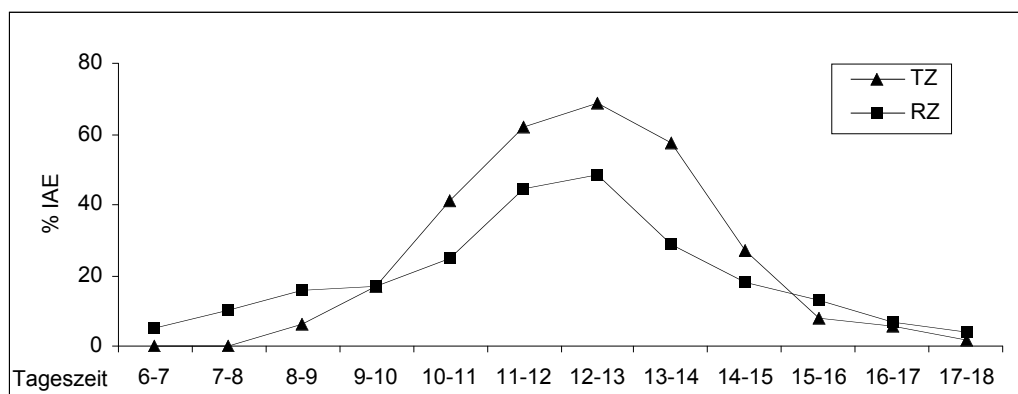
Wo die Languren die Nacht verbringen würden, ergab sich im Zuge des Freßwanderns scheinbar automatisch. Soweit die Beobachterin dies beurteilen konnte, strebten die Tiere offensichtlich keinen bestimmten Bereich innerhalb des Wohngebietes an, sondern ließen sich in der Nähe der letzten Futterstelle nieder. Den abendlichen und frühmorgendlichen Beobachtungen sowie der einen Nachtwache zufolge dürften als 'Nachtquartier' ausschließlich Bäume gedient haben. Im Laufe der Abenddämmerung trafen dort nach und nach alle Gruppenmitglieder ein, widmeten sich zunächst noch diversen Tätigkeiten wie 'Scannen', 'Beobachten', der Fellpflege oder sonstigen sozialen Interaktionen, suchten innerhalb des Baumes einen geeigneten Rastplatz auf und kamen allmählich zur Ruhe. Bei der Nachtbeobachtung verhielten sich die Languren kurz nach Einbruch

der Dunkelheit (18:30h) sowie während der darauffolgenden zwölf Stunden völlig ruhig, d.h. es gab weder akustische noch - unter den gegebenen Lichtverhältnissen erkennbare - visuelle Hinweise mehr darauf, dass die Tiere (zumindest über einen längeren Zeitraum) wach sein, oder gar das Nachtquartier verlassen könnten. Erst am nächsten Morgen gegen 06:15h, ca. 20 min vor Sonnenaufgang (06:37h) regten sich die ersten Gruppenmitglieder in den Bäumen, d.h. sie wechselten die Ruheposition, kratzten sich, verließen ihren Rastplatz etc., womit schließlich eine neue Tages-Aktivitätsperiode begann.

Ein Vergleich des tageszeitlichen Verlaufes des Nahrungsaufnahme- und Ruheverhaltens zwischen Trocken- und Regenzeit (Abb. 4.7) zeigt, dass ersteres in den trockenen Monaten verstärkt auf den Vormittag und späten Nachmittag verlegt, mittags dagegen mehr geruht wurde. Die erhöhten Ruhewerte zwischen 10:00h und 11:00h bzw. 13:00h und 15:00h in der Trockenzeit weisen außerdem daraufhin, dass die Tiere zu dieser Jahreszeit den mittäglichen Ruheplatz etwas eher aufsuchten und länger dort verweilten als in der Regenzeit.



a) Nahrungsaufnahme



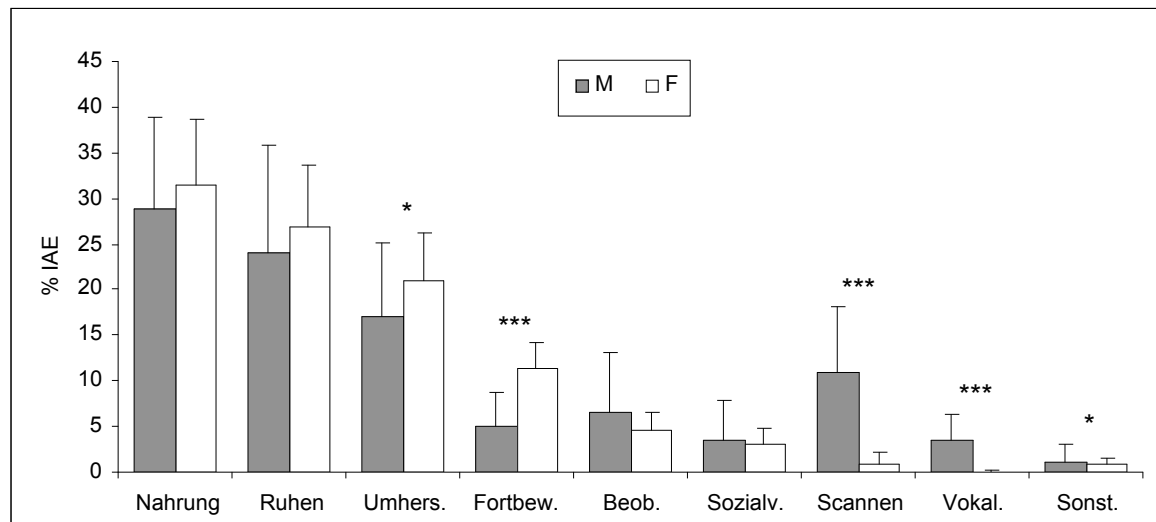
b) Ruhen

Abb. 4.7: Tageszeitliche Verteilung der Nahrungsaufnahme (a) bzw. des Ruheverhaltens (b) von Gruppe A in der Regen- und Trockenzeit.

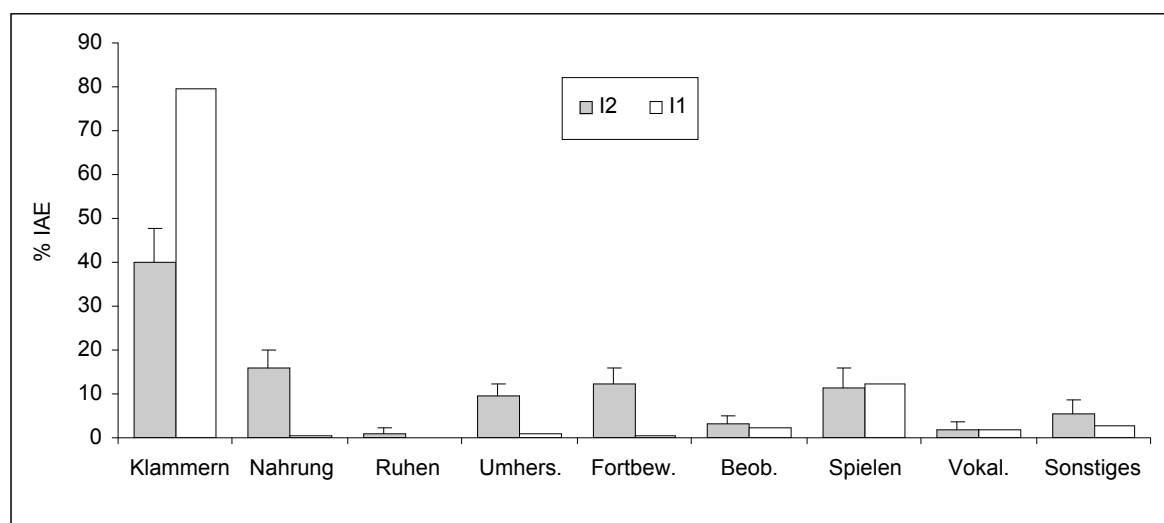


#### 4.2.3.4 Geschlechts- und altersspezifische Unterschiede

Die prozentuale Verteilung der IAE innerhalb der verschiedenen Geschlechts- und Altersklassen ist in Abbildung 4.8 und 4.9 dargestellt. Mit Ausnahme der Klasse Infans 1, deren Aktivitätsbudget aufgrund der geringen IAE-Anzahl durch eine 'gepoolte' Analyse berechnet wurde, beruhen sie auf den Mittelwerten der 30 (Gruppe A) bzw. 25 (Gruppe B) Beobachtungstage.



a) Erwachsene



b) Infantes

Abb. 4.8: Aktivitätsbudgets der Erwachsenen (a) und Jungtiere (b) aus Gruppe A.

Zunächst sei bei Gruppe A der Geschlechtervergleich der erwachsenen Gruppenmitglieder betrachtet (Abb. 4.8a). Wie der Grafik zu entnehmen ist, investierten die Weibchen im Mittel etwas mehr Zeit in die 'Nahrungsaufnahme' (31,44%) und 'Ruhen' (26,91%) bzw. etwas weniger Zeit in 'Beobachten' (4,63%) als das Männchen ('Nahrungsaufnahme' 28,81%; 'Ruhen' 24,05%; 'Beobachten' 6,49%), doch fallen diese Unterschiede statistisch gesehen nicht ins Gewicht (MANN-WHITNEY-U-TEST:  $n_1=30$ ;  $n_2=30$ ;  $p>0,05$  für alle drei Verhaltensweisen). Dagegen finden sich in den restlichen Kategorien mit Ausnahme von 'Sozialverhalten', wofür beide Geschlechter annä-

hernd gleich viel Zeit aufwandten (M: 3,41%; F: 2,98%), auffällige Differenzen. So verbrachten die Weibchen signifikant mehr Zeit mit 'Umhersehen' (F: 20,95%; M: 16,94%; U=280; p=0,012) und der 'Fortbewegung' (F: 11,26%; M: 4,95%; U=80; p<0,0001), während der Haremshalter mehr mit 'Scannen' (M: 10,84%; F: 0,89%; U=60; p<0,0001), 'Vokalisation' (M: 3,39%; F: 0,08% U=153; p<0,0001) und 'Sonstiges' (M: 1,11%; F: 0,86% U=306,5; p=0,028) beschäftigt war.

Bei den Jungtieren entfiel der größte Teil der erhobenen IAE in beiden Altersklassen auf die Kategorie 'Klammern' (Abb. 4.8b). Dabei läßt vor allem der hohe Anteil des Aktivitätsbudgets der Infantes 1 an diesem Verhalten (79,54%) ihre noch starke Abhängigkeit von der Mutter erkennen. Sie nahmen keine feste Nahrung zu sich (der geringe Anteil von 0,26% in der Kategorie 'Nahrung' geht auf einmaliges Manipulieren eines Futterstückes zurück) und mußten bei Gruppenwanderungen stets getragen werden. Da während des 'Klammerns' Aktivitäten wie z.B. 'Ruhem' oder 'Umhersehen' stattfinden konnten, liegt der Anteil der entsprechenden Kategorien am Aktivitätsbudget der Infantes 1 sehr niedrig ('Umhersehen' 1,02%) bzw. bei Null ('Ruhem'). Am meisten Zeit verbrachten sie außer mit 'Klammern' noch mit Objektspielen (12,28%), wobei sie sich fast immer (in 98% aller Fälle) in unmittelbarer Nähe (0 - max. 1m) der Mutter bzw. eines Weibchens aufhielten.

Im Gegensatz zu den noch goldfarbenen Infantes 1 waren die Langurenkinder der nächst höheren Altersklasse (Infantes 2) bereits wesentlich selbständiger. Dies ist im Aktivitätsdiagramm daran zu sehen, dass ein nicht unerheblicher Teil ihrer IAE auf die Kategorien 'Fortbewegung' (12,10%) und 'Nahrungsaufnahme' (d.h. feste Nahrung) (15,85%) entfiel. Neben der Pflanzenkost nahmen die Jungtiere dieser Altersklasse ebenfalls noch Muttermilch zu sich, was jedoch während des 'Klammerns' geschah und aus den bereits geschilderten Gründen nicht quantifiziert werden konnte. Insgesamt wurden 40,04% der IAE mit 'Klammern' verbracht. Dass die Kinder dabei nicht nur gesaugt, sondern u.a. auch bestimmte Zeit geruht haben mußten, wird dadurch deutlich, dass die Verhaltenskategorie 'Ruhem' mit nur 0,98% vertreten ist. Dem Spielen, das zu 75% aus Gemeinschaftsspiel bestand, widmeten die Infantes 2 11,18% aller IAE.

Für Gruppe B wurde neben dem Aktivitätsbudget des Haremshalters und der Weibchen auch das des subadulten Männchens ermittelt (Abb. 4.9). Die drei Klassen unterschieden sich nur geringfügig, d.h. nicht signifikant in der Verteilung der IAE auf die Verhaltensweisen 'Nahrungsaufnahme' (M: 24,03%; F: 26,83%; SAM: 28,96%), 'Ruhem' (M: 25,61%; F: 28,31%; SAM: 28,96%), 'Umhersehen' (M: 21,59%; F: 24,32%; SAM: 23,78%) und 'Sonstiges' (M: 1,16%; F: 1,46%; SAM: 0,83%) (KRUSKAL-WALLIS-H-TEST: für alle vier Kategorien k=3; n<sub>1</sub>=n<sub>2</sub>=n<sub>3</sub>= 25; FG=2; p>0,05). Dagegen waren in den verbleibenden fünf Hauptkategorien signifikante Differenzen zu finden (KRUSKAL-WALLIS-H-TEST: für alle fünf Kategorien k=3; n<sub>1</sub>=n<sub>2</sub>=n<sub>3</sub>=25; FG=2; p<0,01), und zwar zum einen zwischen Haremshalter und Weibchen, zum anderen zwischen Haremshalter und subadultem

Männchen (Multiple Vergleiche unabhängiger Stichproben nach NEMENYI, s. Tab 4.10). Zwischen den Weibchen und dem subadulten Männchen traten keine auffälligen Unterschiede auf.

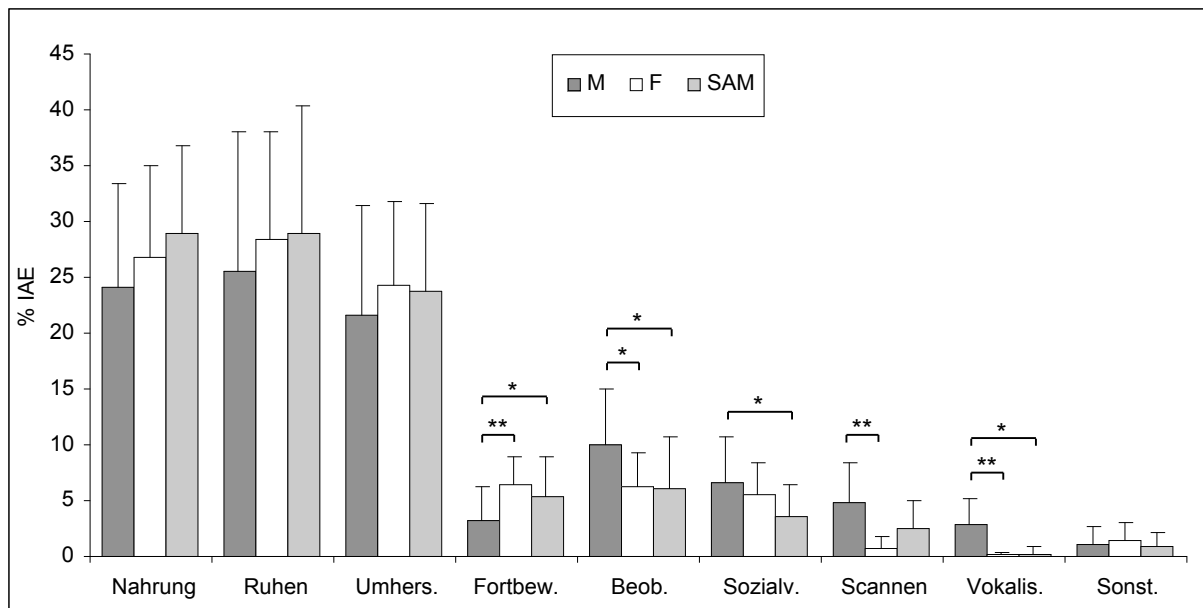


Abb. 4.9: Aktivitätsbudgets der Erwachsenen aus Gruppe B. M: Haremshalter, F: Weibchen, SAM: Subadultes Männchen.

Tab. 4.10: Multiple Vergleiche unabhängiger Stichproben nach NEMENYI: Test auf signifikante Unterschiede zwischen den drei Alters- bzw. Geschlechtsklassen von Gruppe B in der Verteilung der IAE auf die entsprechenden Verhaltenskategorien.  $k=3$ ;  $n_1=n_2=n_3=25$ ; DRs: Absoluter Betrag der Rangsummendifferenz; DRm: Absoluter Betrag der Differenz der mittleren Ränge; Dkrit: kritische Differenz für  $p<0,05$  bzw.  $p<0,01$ ; M: Haremshalter; F: Weibchen; SAM: Subadultes Männchen.

Aktivität	DRs bzw. DRm			Dkrit		p		
	M-F	M-SAM	F-SAM	$p<0,05$	$p<0,01$	M-F	M-SAM	F-SAM
Fortbewegung	626,50	368,00	258,50	361,10	449,00	<0,01	<0,05	n.s.
Beobachten	406,00	437,00	31,00	361,10	449,00	<0,05	<0,05	n.s.
Sozialverhalten	95,00	445,00	350,00	361,10	449,00	n.s.	<0,05	n.s.
Scannen	27,06	13,80	13,26	14,87	18,43	<0,01	n.s.	n.s.
Vokalisation	29,60	29,44	0,16	13,10	16,24	<0,01	<0,01	n.s.

Wie das Männchen von Gruppe A investierte auch der Haremshalter von B signifikant weniger Zeit in die 'Fortbewegung' (3,30%) und mehr in 'Scannen' (4,77%), die 'Vokalisation' (2,92%), und zudem 'Beobachten' (10,02%) als die Weibchen ('Fortbewegung' 6,50%; 'Scannen' 0,73%; 'Vokalisation' 0,12%; 'Beobachten' 6,18%). Dieselbe Tendenz ergab sich im Vergleich zu dem subadulten Männchen, dessen Aktivitätsbudget in der Verteilung der IAE z.T. ähnliche Werte wie das der Weibchen erreichte. So verbrachte es 5,34% seiner Zeit mit der Fortbewegung, 0,23% mit 'Vokalisation' und 6,03% mit 'Beobachten'. Der Wert für 'Scannen' lag mit 2,47% zwischen dem der Weibchen und des adulten Männchens, doch war der Unterschied zu keiner der beiden Klassen signifikant. Signifikant seltener als der Haremshalter war das subadulte Männchen in 'Sozialverhalten' involviert (SAM: 3,49%; M: 6,60%).

#### 4.2.4 Diskussion

Tabelle 4.11 gibt einen Überblick über das in dieser und anderen Freilanduntersuchungen ermittelte Aktivitätsbudget verschiedener Colobinenarten. Dabei wurden - sofern sich diese ermitteln ließen - einige Zusatzinformationen wie Habitatparameter und die Studiendauer mit angeführt. Für die Kategorie 'Inaktivität' wurden die in vorliegender Arbeit differenzierten Verhaltensweisen 'Umhersehen' und 'Ruhen' zusammengefasst. Des Weiteren ist anzumerken, dass sich die Daten dieser Studie nur auf die subadulten und adulten Gruppenmitglieder beziehen, während in anderen Untersuchungen auch Juvenile und Infanten mit einbezogen wurden.

Tab. 4.11: Aktivitätsbudgets verschiedener Colobinen-Arten. N: Nahrungsaufnahme, I: Inaktivität, F: Fortbewegung, R: Rest. Habitatparameter: V: Vegetationstyp (Klassifikation s. WHITMORE 1998 und WALTER & BRECKLE 1999); FMW: Feuchter laubwerfender Monsunwald; HGW: Halb-Immergrüner Galeriewald, HRW: Halb-Immergrüner Regenwald; IRW: Immergrüner Regenwald; PL: Plantagen; SA: Savanne; SW: Sekundärwald; TMW: Trockener laubwerfender Monsunwald. JND: Jahresniederschlag in mm. TM: Anzahl der Trockenmonate. Studie: Z: Zeitraum der Datenaufnahme in Monaten.

Art	Aktivitätsbudget				Habitatparameter			Studie	
	N	I	F	R	V	JND	TM	Z	Quelle
<i>Trachypithecus auratus</i> - A	29,6	45,9	10,2	14,3	TMW / SA	844	5	12	vorliegende Studie
<i>Trachypithecus auratus</i> - B	25,3	50,2	6,9	17,6	TMW / SA	844	5	11	vorliegende Studie
<i>Trachypithecus auratus</i> - 3	29,6	44,1	15,2	11,1	SW / PL	3000-4500	1	8	KOOL 1989
<i>Trachypithecus auratus</i> - 21	22,9	52,0	16,2	8,9	SW / IRW	3000-4500	1	5	KOOL 1989
<i>Trachypithecus auratus</i>	33,3	31,0	24,8	10,9	IRW	3000-4500	1	11	BECKWITH 1995
<i>Trachypithecus obscurus</i>	27,0	45,0	25,0	3,0	IRW	2000	0		HARDY 1988
<i>Trachypithecus pileatus</i>	34,9	40,0	18,2	6,9	FMW	2280	4-5	12	STANFORD 1991
<i>Presbytis comata</i>	29,3	63,0	4,7	3,0	IRW	3000		18	RUHIYAT 1983
<i>Presbytis melalophos</i>	40,0	45,0	15,0		IRW	2000	0	12	BENNETT 1983
<i>Colobus guereza</i>	19,9	57,4	5,4	17,3	HRW / SW	1493		12	OATES 1977a
<i>Ptilocolobus rufomitrat</i>	30,0	47,8	7,2	9,5	HGW	500-600		15	MARSH 1981a
<i>Ptilocolobus badius</i>	47,0	35,0	9,0	9,0	HRW / SW	1475		17	STRUHSAKER 1975
<i>Procolobus verus</i>	27,0	40,0	25,0	8,0	HRW / SW	2800		11	OATES 1994

Nun ist ein direkter Vergleich von Forschungsarbeiten immer etwas problematisch, da sie z.B. über einen unterschiedlich langen Zeitraum durchgeführt wurden oder weil verschiedene Aufnahmetechniken zur Anwendung kamen (s. dazu auch JOLLY 1972). So wick z.B. die 'scan-sampling'-Methode von STRUHSAKER (1975) und MARSH (1981a) insofern von anderen (z.B. diese Studie; KOOL 1989; BECKWITH 1995; STANFORD 1991) Intervall-Techniken ab, als sie nur jeweils alle 30 Minuten, dann aber über einen Zeitraum von je zehn Minuten Daten zur Aktivität der Fokusgruppe erhoben. Trotz dieser zu berücksichtigenden Schwierigkeiten geben die dargestellten Daten ein sehr einheitliches Bild des für einen Vertreter der Colobinae typischen Aktivitätsbudgets wieder: Am meisten, d.h. ca. die Hälfte der Zeit wurde mit Inaktivität verbracht, gefolgt von der Nahrungsaufnahme und der Fortbewegung. Die einzigen beiden Ausnahmen hierzu stellten die von BECKWITH (1995) bzw. STRUHSAKER (1975) untersuchten Gruppen von *Trachypithecus auratus* bzw. *Ptilocolobus badius* dar, die am meisten Zeit in die Nahrungsaufnahme investierten, was auf

klimatische Gegebenheiten zurückzuführen sein dürfte (s. dazu auch MARSH 1978). Beide Habitate befanden sich in einer Höhenlage von mehr als 1300 Metern, in der die Temperaturen nachts auf ca. 17°C bzw. 12,7°C und damit auf bzw. unter die für Primaten kritische Temperatur (KLEIBER 1961) abfallen, so dass thermoregulatorische Maßnahmen ergriffen werden müssen, um eine konstante Körpertemperatur aufrecht zu erhalten. Die nötige Wärmezufuhr kann einerseits von innen, d.h. durch eine erhöhte Stoffwechselrate bzw. einer damit verbundenen erhöhten Nahrungsaufnahme, andererseits auch von außen, z.B. durch 'Sonnenbaden' erfolgen. Letzteres wurde u.a. für verschiedene in Höhenlagen lebenden Primaten beschrieben, darunter z.B. *Trachypithecus auratus* (BECKWITH 1995), *Colobus guereza* (OATES 1977a) und die im Himalaya verbreiteten Unterarten des Hanumanlanguren, *Semnopithecus entellus ajax* und *S. e. schistacea* (BENNETT & DAVIES 1994).

Im Vergleich zu den auf Java untersuchten *Trachypithecus auratus* - Populationen und anderen asiatischen Colobinenarten zeigte *T. auratus* in dieser Studie ein auffallend geringes Fortbewegungsverhalten, dessen Werte eher den von afrikanischen Vertretern (*Colobus*, *Ptilocolobus*) erreichten Prozentsätzen entsprechen. Der generelle Befund, dass die asiatischen Schlankaffen mehr Zeit in die Fortbewegung investieren als die afrikanischen Stummelaffen, wird mit dem unterschiedlichen floristischen Artenreichtum der asiatischen und afrikanischen Tropen in Verbindung gebracht (BECKWITH 1995). Im Vergleich zu den Regenwäldern Asiens (und Amerikas) enthalten die des afrikanischen Kontinentes wesentlich weniger Pflanzenfamilien, -gattungen und vor allem -arten, was z.T. auf das dort vorherrschende trockenere Klima zurückgeführt wird (OATES 1994; RICHARDS 1998; WHITMORE 1998). So werden manche Regionen wie z.B. der Nordosten des Kongo-Beckens von nur einer einzigen Baumart (*Gilbertiodendron dewevrei*) dominiert (HART et al. 1989). Die größere Artenvielfalt der asiatischen Tropen dürfte der ausschlaggebende Grund dafür sein, dass die dort verbreiteten arboricolen Primaten oft ein diverseres Nahrungsspektrum und erhöhtes Wanderverhalten aufweisen als die afrikanischen Vertreter (BECKWITH 1995). Allerdings gibt es auch Ausnahmen. So zeichnen sich z.B. die in Westafrika vorkommenden Grünen Stummelaffen *Procolobus verus* durch eine vergleichsweise hohe Fortbewegungsaktivität aus (s. Tab. 4.11), was daran liegt, dass sie - als Strategie zur Raubfeindvermeidung (OATES & WHITESIDES 1990) - in Assoziation mit Diana-Meerkatzen (*Cercopithecus diana*) leben und sich deren Aktivitätsmuster anpassen (OATES 1994). Die javanischen Mützenlanguren *Presbytis comata* dagegen investierten weniger als 5% in die Lokomotion, was RUHIYAT (1983) auf den mit 64,7% für eine *Presbytis*-Art relativ großen Blattanteil in der Nahrung zurückführte.

Wie läßt sich nun das geringe Fortbewegungsverhalten der beiden *T. auratus* - Gruppen in dieser Studie erklären? Zunächst ist zu beachten, dass das Aktivitätsbudget einer untersuchten Gruppe wesentlich von deren Geschlechts- und Altersklassen - Zusammensetzung geprägt wird, da v.a. Juvenile und Infantes oft ein von den Adulttieren stark abweichendes Verhaltensmuster zeigen (MARSH 1978; diese Studie Abschnitt 4.2.3.4). So tendieren z.B. juvenile *T. auratus* zu mehr Fort-

bewegung als adulte (KOOL 1989). Das in dieser Arbeit beobachtete geringe Lokomotionsverhalten rührt demnach möglicherweise daher, dass die präsentierten Budgets ausschließlich auf den an erwachsenen Gruppenmitgliedern erhobenen Daten basieren. Dies konnte zumindest für Gruppe A widerlegt werden, denn auch wenn die Jungtiere mit in die Berechnung einbezogen werden (Datenbasis: Juli - Dezember 1999) steigt das Fortbewegungsverhalten von Gruppe A um nur 0,5%-Punkte auf 10,7% aller IAE an. Der Grund ist in den Habitatparametern zu suchen. Zum einen zeichnete sich das Untersuchungsgebiet im West-Bali-Nationalpark - ähnlich wie die afrikanischen Wälder - im Vergleich zu anderen Regionen Asiens durch eine sehr geringe floristische Artenvielfalt aus (s. Kap. 3.3). So ließ sich für einige der in Tab. 4.11 aufgelisteten Habitate die pro Hektar vorhandene Anzahl an Baumarten ermitteln (dabei wurden nur diejenigen Studien gewählt, deren Vegetationsanalyse auf dem selben Aufnahmekriterium, d.h. einem Stammumfang in Brusthöhe von 30 cm, basierte). Diese betrug z.B. in West-Java 32,4 Spezies/ha (*Trachypithecus auratus*; BECKWITH 1995), in Malaysia 114,3 (*Trachypithecus obscurus*; HARDY 1988) bzw. 163,9 (*Presbytis melalophos*; BENNETT 1983) und in Bangladesh 23,3 (*Trachypithecus pileatus*; STANFORD 1991), während sie im Bali-Nationalpark nur bei 11,3 Baumarten/ha lag. Zum anderen könnte auch das dort vorherrschende trockenere Klima einen Einfluß auf das Fortbewegungsverhalten der Haubenlanguren gehabt haben. Zwar trugen die meisten Bäume in ca. acht Monaten des Jahres mittel bis sehr viele Blätter (s. Kap. 3.3.2), doch befanden sich diese nur für einige Wochen zum Höhepunkt der Regenzeit (ca. Dezember 1999 - Februar 2000) in voll turgeszentem Zustand. Zu dieser Zeit wies die Vegetation des Waldes, d.h. das Blattwerk, insgesamt die größte Dichte auf, was einerseits rein optisch wahrzunehmen war und sich andererseits auch durch z.T. sehr schlechte Sichtbedingungen bei der Datenaufnahme bemerkbar machte. Zu anderen Zeiten erschien der Wald dagegen etwas lichter, d.h. die Languren waren möglicherweise mehr der Sonne ausgesetzt als Primaten der immergrünen Regenwälder, und zwar nicht nur während der Trocken-, sondern auch - zumindest für einige Monate - während der Regenzeit, da sich der Himmel auch in dieser Saison meist erst im Laufe des Tages zuzog und die großen Regengüsse nicht vor dem späten Nachmittag (gegen 17:00h) einsetzten. Da die Languren zudem ein schwarzes Fell besitzen, könnte das geringe Lokomotionsverhalten eine Maßnahme gegen Überhitzen dargestellt haben.

Die Diskussion monatlicher Variationen im Zeitaufwand für verschiedene Verhaltensweisen erfordert, wie im Ergebnisteil bereits erwähnt, z.T. die Kenntnis weiterer Daten und wird daher im einzelnen an anderer Stelle noch einmal aufgegriffen werden. Hier sei nur soviel dazu bemerkt, dass in vorliegender Studie in jeder der neun Verhaltenskategorien, also auch allen der in Tabelle 4.11 aufgeführten Verhaltensweisen, bei zumindest einer der beiden *T. auratus* - Gruppen signifikante monatliche Schwankungen zu verzeichnen waren, während KOOL (1989) dies lediglich für 'Inaktivität' und BECKWITH (1995) nur für das Nahrungsaufnahme- und Fortbewegungsverhalten feststellen konnten. BECKWITH (1995) folgerte aus seinen Ergebnissen, dass 'Ruhem' und 'Sozialverhalten'

eine essentielle Rolle in der Nahrungsökologie bzw. sozialen Organisation von *T. auratus* spielen und daher, unabhängig von saisonalen Faktoren, stets mit demselben bzw. annähernd demselben Zeitaufwand betrieben würden. Nun müssen monatliche bzw. saisonale Schwankungen im Ruhe- und Sozialverhalten natürlich nicht bedeuten, dass diesen Aktivitäten eine nur geringe Bedeutung zukommt. Sie könnten vielmehr eine durch bestimmte Faktoren hervorgerufene Erhöhung des essentiellen Grundbetrages an Zeitaufwand, der der entsprechenden Aktivität ohne diesen zusätzlichen Einfluß sowieso gewidmet werden würde, darstellen. Dies wird in vorliegender Studie z.B. am Sozialverhalten der Weibchen von Gruppe A deutlich, die, nachdem sie infolge des Männchenwechsels alle ihre Jungtiere verloren hatten, wesentlich mehr Zeit hierfür investierten (im Mittel 6,68%) als vorher (im Mittel 2,98%; MANN-WHITNEY-U-TEST:  $U=90,5$ ;  $n_1=n_2=30$ ;  $p < 0,0001$ ). Zur Aufrechterhaltung der Gruppenstruktur mag demnach ein Zeitaufwand von ca. 3% ausreichen (bei BECKWITH (1995) lag der monatliche Mindestbetrag für das Sozialverhalten der gesamten Gruppe bei 3,7%), doch läßt sich dies empirisch nicht belegen. Der Begriff 'essentielle Verhaltensweise' und v.a. der hierfür aufzuwendende Mindestbetrag sind kaum exakt zu definieren und daher schwer greifbar. Wann eine Aktivität essentiell oder überlebenswichtig wird, hängt von zahlreichen inneren wie äußeren Faktoren ab und ist damit letztendlich immer situationsbedingt.

Der tägliche Aktivitätsrhythmus von *Trachypithecus auratus* wurde wie der anderer Vertreter der Colobinae im wesentlichen durch zwei, d.h. eine morgendliche und eine am Nachmittag bzw. Spätnachmittag stattfindende Freißphase geprägt, unterbrochen von einer in der Tagesmitte eingelegten mehrstündigen Ruhepause (z.B. BECKWITH 1995; BENNETT 1983; KOOL 1989; STANFORD 1991). Diese Mittagsrast dient nicht nur dazu, die am Vormittag aufgenommene Nahrung zu verdauen, sondern ist außerdem - wie u.a. die Ergebnisse dieser Studie nahelegen (4.2.3.3) - je nachdem, welche klimatischen Verhältnisse im jeweiligen Habitat vorherrschen, als Strategie zum Vermeiden von Überhitzung anzusehen (s. auch MCKEY & WATERMAN 1982).

Betrachtet man die geschlechtsspezifischen Unterschiede, so investierten die Haremshalter beider *T. auratus* - Gruppen weniger Zeit in die Fortbewegung als die adulten/subadulten Weibchen. Dies konnten z.B. auch BECKWITH (1995), ebenfalls an *T. auratus*, und STANFORD (1991) an *T. pileatus* beobachten. STANFORD (1991) führte dies u.a. auf das - im Vergleich zu dem Männchen - ebenfalls erhöhte Nahrungsaufnahmeverhalten der Weibchen zurück, da sie sich im Zuge der Futtersuche mehr bewegen und seltener auf direktem Wege wandern würden. Weder bei BECKWITH (1995) noch in dieser Studie war jedoch ein signifikanter Unterschied im Nahrungsaufnahmeverhalten zwischen den Geschlechtern festzustellen (weiteres dazu s.u.). Das geringere Fortbewegungsverhalten des adulten Männchens scheint eher damit zusammen zu hängen, dass es in seiner Funktion, den Zusammenhalt und Schutz der Gruppe zu gewähren, mehr Zeit für entsprechende Verhaltensweisen aufbringen muß und ihm daher weniger Zeit für die Fortbewegung bleibt (BECKWITH

1995). So investierten die Haremshalter in dieser Arbeit prozentual mehr IAE in 'Scannen' und die 'Vokalisation', bei Gruppe B außerdem in 'Beobachten' als die Weibchen. Dass einem Haremshalter eine derartige Aufgabe tatsächlich zukommt, belegen zum einen Studien an weiteren in polygynen Sozialsystemen lebenden Primaten (z.B. BENNETT 1983; GAUTIER-HION 1971; KAVANAGH 1980); zum anderen gibt darüber auch der Wandel im Verhalten des subadulten Männchens von Gruppe B Aufschluß: nachdem es selber eine Gruppe übernommen hatte, zeigte es mehr 'Scan'- und Lautgebungsverhalten als vorher (MANN-WHITNEY-U-TEST:  $n_1=30$ ;  $n_2=25$ ; 'Scannen':  $U = 230$ ;  $p = 0,0133$ ; 'Vokalisation':  $U = 99$ ;  $p < 0,0001$ ).

Zahlreichen primatologischen Feldstudien zufolge verbringen fortpflanzungsfähige Weibchen mehr Zeit mit der Nahrungsaufnahme als die Männchen, wofür es verschiedene Erklärungsansätze gibt (s. CLUTTON-BROCK 1977). Meist spielt der Reproduktionszustand der Weibchen eine entscheidende Rolle, da sowohl Schwangerschaft als v.a. auch die Laktationsperiode mit einem erhöhten Energiebedarf verbunden sind. So benötigen Weibchen in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft um 25%, in der anschließenden Laktationszeit sogar um bis zu 50% mehr Energie als nichtschwängere Weibchen (COELHO et al. 1977; DUNBAR 1988; GARBER 1987), was sich u.a. in einem Anstieg der Freßdauer äußert. Wie Untersuchungen an Blutbrustpavianen (*Theropithecus gelada*) und gelben Steppenpavianen (*Papio cynocephalus*) zeigen, nimmt der Zeitaufwand für die Nahrungsaufnahme laktierender Mütter bis zu dem Zeitpunkt, ab dem sich der Nachwuchs selbständig ernährt, kontinuierlich zu und liegt an seinem Höhepunkt um 75% über dem Betrag, der vor der Geburt des Kindes in die Nahrungsaufnahme investiert wurde (ALTMANN 1980; DUNBAR & DUNBAR 1988). Nun wurden in dieser Arbeit keine signifikanten Unterschiede im Nahrungsaufwand zwischen Männchen und Weibchen gefunden (s. Ergebnisteil 4.2.3.4). Bei Gruppe B läßt sich dies damit erklären, dass sich die Ergebnisse größtenteils auf reproduktionsbiologisch inaktive Weibchen beziehen, denn während des der Datenbasis zugrundeliegenden Zeitraumes (August - Dezember 1999, s. Methoden) befand sich mit hoher Wahrscheinlichkeit nur eines der 5-7 Weibchen in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft. Dieses Weibchen brachte im Oktober 1999 ein Junges zur Welt, das allerdings nach drei Wochen tot aufgefunden wurde, so dass nur der Oktober-Datensatz ein laktierendes Weibchen enthielt. In Gruppe A dagegen befanden sich im relevanten Zeitraum mit Sicherheit 75% der Weibchen in einer Phase erhöhten Energiebedarfs (laktierend bzw. in der fortgeschrittenen Schwangerschaft), doch verbrachten auch sie nicht wesentlich mehr Zeit mit dem Fressen als das Männchen. Nun wurden vier der insgesamt acht Jungtiere in Gruppe A bereits zu Beginn der Datenaufnahme auf ein Alter von ca. zehn Monaten geschätzt, d.h. sie waren bereits relativ alt und dürften im Laufe der Studie zunehmend unabhängiger von der Muttermilch geworden sein. Wie z.B. auch SOMMER (1985) feststellen konnte, ist es bei Feldstudien allerdings kaum möglich zu unterscheiden, wann Jungtiere tatsächlich trinken und wann sie lediglich 'Nippelkontakt' haben, bzw. nach wie vielen Monaten der Milchfluß der Mutter aufhört. Für *Colobinae* existieren relativ wenige Daten zum Entwöhnungsalter. Bei *Semnopithecus entellus* setzt



sie mit ca. acht Monaten ein (WINKLER et al. 1984) und ist im Alter von 13-20 Monaten abgeschlossen (HRDY 1977). Für *Trachypithecus vetulus* wird ein Entwöhnungsalter von sieben bis acht Monaten angegeben (HARVEY et al. 1987), für *Pygathrix nemaeus* 9 - 13 Monate (LIPPOLD 1977), für *Colobus guereza* 13 Monate (HARVEY et al. 1987) und für *Colobus satanas* 16 Monate (HARVEY et al. 1987). Dabei ist nicht immer klar, ob es sich um die Entwöhnung von der Milch oder vom oralen Kontakt mit der Mutterbrust handelt. Auch in vorliegender Studie konnte nicht beurteilt werden, wie lange die jungen Languren der Altersklasse Infantes 2 überwiegend von der Muttermilch abhängig sind. Der relativ geringe Prozentsatz an eigenständiger Nahrungsaufnahme von nur 15,96% in ihrem Aktivitätsbudget deutet jedoch darauf hin, dass ihre Energiezufuhr noch größtenteils über die Muttermilch abgedeckt werden mußte. Bei BECKWITH (1995) verbrachte dieselbe Altersklasse immerhin ca. 30% der Zeit mit der Aufnahme fester Nahrung. Demnach sollten also alle laktierenden Weibchen von Gruppe A über einen höheren Energiebedarf verfügt haben als das Männchen. Dies läßt sich z.B. auch durch die Aufnahme kalorienreicherer Nahrung wie Samen oder Früchten kompensieren, doch gab es auch hier keine signifikanten Unterschiede zwischen Haremshalter und Weibchen (s. Kap. 4.3). Allerdings verfügten letztere über ein diverseres Nahrungsspektrum, da sie mehr, d.h. 44, verschiedene Pflanzenarten nutzen als das Männchen, dessen Nahrung nur von 30 Arten stammte. Möglicherweise wählten die Weibchen dabei besonders nährstoffreiche Arten aus. Da die zusätzlichen 14 Futterpflanzen aber insgesamt nur 3,56% ihrer Nahrung ausmachten, erscheint es eher unwahrscheinlich, dass die Abdeckung des erhöhten Energiebedarfs hierüber erfolgte.

Bei der von BECKWITH (1995) untersuchten *T. auratus* - Gruppe unterschieden sich nur diejenigen Weibchen, die ein Infans 1 trugen, im Ernährungsaufwand vom Haremshalter, und zwar verbrachten sie *weniger* Zeit als dieser damit. Auch in der vorliegenden Studie waren diejenigen Langurenweibchen, die zum Zeitpunkt der Datenaufnahme ein Infans 1 trugen, nur zu 16,02% mit Fressen beschäftigt. Wie auch von anderen Langurenarten bekannt (*Semnopithecus entellus*: SOMMER 1985; *Trachypithecus johnii*: POIRIER 1968), werden vor allem arboricole Primaten durch die Anwesenheit eines Kindes oft in der Ausübung anderer Tätigkeiten behindert, da es meist zusätzlich mit einer bzw. beiden Händen gestützt oder festgehalten wird. Nun gingen in die Berechnung der Freßzeit von Gruppe A alle Weibchen-'scans' unabhängig davon, ob diese gerade ein Infans 1, Infans 2 oder gar kein Infans trugen, mit ein. Analysiert man das Aktivitätsbudget nur derjenigen Weibchen, die zum Zeitpunkt der Datenaufnahme gerade kein Jungtier trugen, so ergibt sich ein ganz anderes Bild: im Vergleich zu dem adulten Männchen investierten diese wesentlich mehr, d.h. im Mittel 41,27%, in die Nahrungsaufnahme (MANN-WHITNEY-U-TEST:  $U = 145$ ;  $n_1=n_2=30$ ;  $p<0,0001$ ). Auch in dieser Studie verbrachten laktierende Weibchen also mehr Zeit mit der Nahrungsaufnahme als der Haremshalter, was jedoch durch das 'Poolen' der Daten kaschiert wurde.

Schließlich sollen noch die Unterschiede zwischen den beiden Gruppen diskutiert werden. Gruppe B wandte zum einen weniger Zeit für die Ernährung und die Fortbewegung auf als Gruppe A. In Anschluß an obige Erläuterungen könnte ersteres mit der unterschiedlichen Reproduktionsaktivität der Weibchen beider Gruppen zusammenhängen. Berücksichtigt man nur die Anzahl laktierender Weibchen, die im Gegensatz zu der der Schwangerschaften genau bekannt ist, so ergibt sich für den den Vergleichsdaten zugrundeliegenden Zeitraum (August 1999 - Juni 2000) folgende Bilanz (vgl. auch Abb. 4.2): in A hatten von August bis Dezember 1999 sieben bzw. acht Weibchen (60-80% der Weibchen) Nachwuchs, im April 2000 eines, dessen Junges aber kurz nach der Geburt von dem neuen Männchen getötet wurde. In Gruppe B gab es im Oktober 1999 ein Neugeborenes, das jedoch nur drei Wochen alt wurde, im Mai laktierten ein, im Juni zwei Weibchen (12,50% bzw. 22,22% der Weibchen). Damit beruht ca. die Hälfte des Datensatzes von Gruppe A auf säugenden Langurenweibchen, während der von B hauptsächlich nicht-laktierende umfaßt. Vergleicht man nur den in der zweiten Beobachtungshälfte, also nach dem Gruppenumbruch registrierten Ernährungsaufwand (Januar bis Juni 2000), so verbrachte Gruppe A jedoch weiterhin mehr Zeit mit dem Fressen als Gruppe B, obwohl sie nun keine laktierenden Weibchen mehr enthielt ( $U = 279$ ;  $n_1=n_2=30$ ;  $p = 0,0115$ ). Der Reproduktionszustand kann daher als Ursache für die Differenzen im Nahrungsverhalten beider Gruppen ausgeschlossen werden. Wie im nächsten Kapitel zu sehen sein wird, hängen diese vielmehr mit Unterschieden im Nahrungsbudget zusammen, das bei B einen höheren Prozentsatz an Blättern, bei A dagegen an Früchten enthielt. CLUTTON-BROCK & HARVEY (1977) zufolge besteht bei Primaten generell ein negativer Bezug zwischen dem Blattanteil in der Nahrung und dem in die Nahrungsaufnahme investierten Zeitbudget, was einerseits an dem vergleichsweise geringen Manipulationsaufwand für Blätter liegt, andererseits darauf zurückzuführen ist, dass mehr Zeit für die Verdauung 'reserviert' werden muß (s. z.B. auch JOHNS 1986). Die Ernährungsweise beeinflusst zudem häufig das Fortbewegungsverhalten. Da Blätter in der Regel gleichmäßiger im Habitat verteilt sind als z.B. Früchte, legen folivore Primaten meist geringere Wanderstrecken zurück als frugivore (CLUTTON-BROCK & HARVEY 1977; s. dazu aber auch Diskussionsteil 4.4.4).

Wie aus Ergebnisteil 4.2.3.1 weiterhin hervorging, investierte Gruppe B mehr Zeit in 'Sozialverhalten' und 'Beobachten' als Gruppe A. Hierbei ist zunächst zu berücksichtigen, dass Gruppe B aufgrund der geringeren Fouragiertätigkeit grundsätzlich über mehr Zeit für andere Aktivitäten verfügte als Gruppe A. Wie in Kapitel 4.5 näher erörtert werden wird, bestand der Unterschied im Sozialverhalten beider Gruppen v.a. darin, dass Gruppe B mehr mit agonistischen und soziopositiven Verhaltensweisen beschäftigt war als Gruppe A. Darin spiegelt sich die bereits bei den Verhaltensbeobachtungen im Freiland festgestellte größere Unruhe in Gruppe B wider, welche zum einen auf die vergleichsweise hohe Aggressivität des Haremshalters zurückzuführen war, zum anderen damit zusammenhängt, dass in Gruppe B über den gesamten Beobachtungszeitraum hinweg mehr die

Gruppenstruktur verändernde Ereignisse (z.B. Zuwanderung fremder Weibchen) stattgefunden hatten als in Gruppe A (s. Kap. 4.1 und 4.5).

#### 4.2.5 Zwischenergebnis

1. Das Aktivitätsbudget von *Trachypithecus auratus* wurde wie das anderer Colobinae bzw. generell folivorer Primaten durch einen hohen Anteil an Inaktivität geprägt, gefolgt von der Nahrungsaufnahme und dem Fortbewegungsverhalten. Den Tagesverlauf dominierten im wesentlichen zwei Fouragierphasen, die durch eine mehrstündige Mittagsrast unterbrochen wurden. Während in der ersten Hälfte dieser Pause hauptsächlich geruht wurde, widmeten sich die Languren in der zweiten Hälfte verstärkt sozialen Interaktionen wie der gegenseitigen Fellpflege.
2. Im Vergleich zu anderen asiatischen Colobinen investierte *T. auratus* in dieser Studie relativ wenig Zeit in die Fortbewegung, was auf verschiedene Habitatparameter wie das Klima und die geringe floristische Diversität zurückgeführt wurde.
3. Geschlechtsspezifische Unterschiede zwischen den erwachsenen Gruppenmitgliedern äußerten sich v.a. darin, dass der Haremshalter mehr Zeit mit 'Scannen' und der Lautgebung verbrachte, also generell eine erhöhte Wachsamkeit der Umgebung gegenüber zeigte als die adulten und subadulten Weibchen. Diese Verhaltensweisen stehen in engem Zusammenhang mit der Funktion des adulten Männchens, den Schutz und Zusammenhalt der Gruppe zu gewährleisten. Der erhöhte Zeitaufwand dafür wurde offensichtlich auf Kosten der Fortbewegungsaktivität verfügbar, wofür das Männchen weniger IAE investierte als die Weibchen. Im Nahrungsverhalten war zwischen nicht-reproduzierenden Weibchen und dem Haremshalter keine Differenz zu registrieren. Laktierende Langurenweibchen dagegen verbrachten mehr Zeit damit, was auf ihren erhöhten Energiebedarf hindeutet.
4. Die Aktivitätsbudgets der beiden *T. auratus* - Gruppen unterschieden sich z.T. erheblich voneinander. Gruppe B zeigte weniger Nahrungsaufnahme- und Fortbewegungsverhalten, was mit der unterschiedlichen Ernährungsweise in Verbindung stand und im nächsten Kapitel näher erörtert werden wird. Des Weiteren führten verschiedene die Gruppenstruktur beeinflussende Parameter dazu, dass sie mehr mit sozialen Interaktionen und Beobachten beschäftigt waren als Gruppe A (s. auch Kap. 4.5).

## 4.3 Nahrungsökologie

### 4.3.1 Einleitung

Die Optimalitätstheorie betrachtet die Nahrungswahl eines Organismus als Strategie, im Sinne der Kosten-Nutzen-Rechnung maximale Effizienz zu erzielen (KREBS & DAVIES 1981, 1996). Wurde in den ersten Modellen vor allem der maximale Energiegewinn pro Zeiteinheit als Nutzen angesehen (EMLEN 1966; MACARTHUR & PIANKA 1966), so ist man sich heute darüber einig, dass dieser auch in anderer Form, wie z.B. in der Aufnahme von Proteinen bzw. bestimmten essentiellen Aminosäuren, Vitaminen oder Mineralstoffen bestehen kann (BELOVSKY 1978; SCHOENER 1987). Anfallende Kosten sind z.B. energetische Kosten, die für die Nahrungssuche und -verteidigung aufgewandt werden müssen, das Risiko, dabei Prädatoren ausgesetzt zu sein, die Behandlungszeit bei Futtermaterialmanipulation etc. (KREBS & DAVIES 1996). Da zudem einschränkende Faktoren wie z.B. die Aufnahme- und Verdauungskapazität des Verdauungstraktes berücksichtigt werden müssen, ist die Nahrungswahl als das Ergebnis eines komplexen Zusammenspiels zahlreicher innerer und äußerer Kräfte, die in unterschiedlichem Ausmaß Einfluß nehmen, zu verstehen.

Die Colobinae gelten gemeinhin als auf Blattnahrung spezialisierte Herbivore (HILL 1964; NAPIER 1970). Der Vorteil dieser Futterquelle liegt darin, dass sie in der Regel in großen Mengen verfügbar sowie räumlich und zeitlich relativ gleichmäßig verteilt ist, so dass relativ wenig Energie in die Suche und Verteidigung investiert werden muß. Da Blätter neben Kohlenhydraten auch Proteine liefern, läßt sich über ihre Aufnahme ein Großteil des Nährstoffsbedarfs decken. Allerdings bringt ihre Verwertung insofern Probleme mit sich, als sie schwer verdauliche Fasern, Zellulose und Sekundärstoffe wie Digestionsinhibitoren und Toxine enthalten, die der Säugerorganismus nicht ohne weiteres verarbeiten kann (HLADIK & CHIVERS 1994; LANGER 1988). Vor allem ausgereifte (mature) Blätter weisen davon in der Regel höhere Konzentrationen und gleichzeitig einen geringeren Proteingehalt auf als junge Blätter. Sie gelten deshalb als qualitativ minderwertigere Nahrung, wovon relativ große Mengen verzehrt werden müssen, um den nötigen Energie- und Nährstoffbedarf zu decken (WATERMAN 1984; WATERMAN & MCKEY 1989). Für die Aufspaltung der in den Zellwänden enthaltenen Zellulose - und damit für das Aufbrechen der Pflanzenzelle selber - ist das den Wirbeltieren fehlende Enzym Zellulase nötig. Die Pflanzenfresser unter den Vertebraten bedienen sich daher anaerober, zellulolytischer Mikroorganismen, denen sie bestimmte, meist voluminös erweiterte Abschnitte ihres Verdauungssystems, sogenannte Fermentationskammern, mit optimalen Bedingungen für Wachstum und Vermehrung zur Verfügung stellen (LANGER 1988). Im Gegensatz zu allen anderen folivoren Primaten, wie z.B. den Lepilemuridae, Indridae und Alouattinae, bei denen die mikrobielle Vergärung der zellulosehaltigen Kost in Caecum und/oder Colon erfolgt, findet diese bei den Colobinae vor dem eigentlichen Magen statt, weshalb sie - wie z.B. auch die Ruminantia, Tylopoda und Macropodidae - als prägastrische Fermentierer bezeichnet werden (CHIVERS & LANGER 1994; LANGER 1986, 1988). In Zusammenhang mit dieser Verdauungsstrategie verfügen die Schlank- und Stummelaffen als einzige Primaten über einen vergrößerten und gekammerten,

mehrteiligen Magen (BAUCHOP & MARTUCCI 1968; HILL 1952, 1958; KUHN 1964). Dieser setzt sich bei den Vertretern der Gattungen *Colobus*, *Semnopithecus*, *Trachypithecus* und *Presbytis* aus den drei Abschnitten Saccus gastricus, Tubus gastricus und Pars pylorica zusammen; bei *Procolobus*, *Pygathrix*, *Rhinopithecus* und *Nasalis* ist noch ein vierter Teil, der dem Saccus vorgeschaltete Praesaccus, vorhanden (CATON 1990). Die anatomische Komplexität des Magens entstand zunächst wahrscheinlich in Anpassung an eine zunehmend auf Samen basierenden Ernährungsweise, ein nach CHIVERS (1994) notwendiger Zwischenschritt in der Evolution eines ursprünglich frugivoren zu einem auf Blattnahrung spezialisierten Primaten (s. auch BENEFIT 2000). Praesaccus und Saccus gastricus, die zusammen auch als Vormagen bezeichnet werden, stellen großräumige Kompartimente dar und beherbergen eine Vielzahl an Bakterien, darunter Zellulose und Hemizellulose aufspaltende *Bacteroides* spp. (BAUCHOP & MARTUCCI 1968). Protozoen, wie sie im Rumen der Ruminantia zu finden sind (HOBSON 1988), wurden bei Colobinen bisher noch nicht nachgewiesen (KAY & DAVIES 1994). Bei den Fermentationsprozessen entstehen v.a. die flüchtigen kurzkettigen Fettsäuren Essig-, Propion- und Buttersäure, die größtenteils sofort von der Magenwand resorbiert werden und dem Wirtsorganismus als Energiequelle dienen, sowie die Gase Kohlendioxid und Wasserstoff, welche z.T. wiederum von Methanobakterien zu Methan synthetisiert werden. Des Weiteren kommt es im Vormagen vermutlich zu einer Detoxifikation schädlicher sekundärer Pflanzenstoffe wie den Alkaloiden (MCKEY 1978a). Die proximalen zwei Drittel des sich anschließenden, länglichen Tubus gastricus stellen histologischen Befunden zufolge eine Verlängerung der Fermentationskammer dar (KUHN 1964; SUZUKI et al. 1991), in denen - wie in Praesaccus und Saccus - ein neutraler pH-Wert vorherrscht. Das caudale Drittel dagegen zeichnet sich durch Pepsin- und Salzsäure-sezernierende Drüsen und daher, wie auch die anschließende Pars pylorica, durch ein saures Milieu aus (BAUCHOP 1978; KAY et al. 1976; KUHN 1964). In diesen letzten beiden Abschnitten findet der weitere Aufschluß der Nahrung, v.a. die Proteolyse, statt (KAY & DAVIES 1994); sie entsprechen funktionell also dem eigentlichen Magen.

Nun bedienen sich, wie oben erwähnt, mit Ausnahme der Colobinae alle folivoren Primaten ausschließlich der postgastrischen Fermentation (LANGER 1986, 1988). Sowohl die prä- als auch die postgastrische Verdauungsstrategie ist mit Vor- und Nachteilen verbunden; ein umfassender Überblick dazu findet sich z.B. bei LANGER (1988), PARRA (1978) und STEVENS et al. (1980). Neben der Möglichkeit, schädliche Pflanzenstoffe zu detoxifizieren, wird die Überlegenheit des Vormagensystems insbesondere darin gesehen, dass der Wirt die Mikroorganismen bzw. ihre Bestandteile noch nutzen kann. Dies ist v.a. für den Stickstoffkreislauf von Bedeutung (KAY & DAVIES 1994; PERRIN 1994). Der Stickstoff wird zunächst von den Bakterien zum Aufbau eigener Substanzen wie Proteinen und Nukleinsäuren verwendet. Da die die Mikroorganismen enthaltende Gärkammer beim postgastrischen Fermentierer hinter den Verdauungsabschnitten Magen und Intestinum liegt, werden die Symbionten unverdaut ausgeschieden, womit dem Wirtsorganismus wertvolle Nähr-

stoffe verloren gehen<sup>1</sup>. Das caeco-colische Fermentationssystem zeichnet sich insofern durch eine größere Flexibilität aus, als es eine selektivere Verdauung der verschiedenen Nahrungsbestandteile, also einen weitgehend getrennten Ablauf von Fermentations- und restlichen Digestionsprozessen und damit eine erhöhte Passagerate für leichter aufzusplattendende Nährstoffe erlaubt (RIPLEY 1984). Das Vormagensystem ist in dieser Hinsicht stark eingeschränkt und läßt kaum Änderungen der Verdauungsgeschwindigkeit zu (JANIS 1976; LANGER 1987). Es eignet sich zwar zur Verarbeitung großer Mengen schwer verdaulicher Pflanzenbestandteile von minderer Qualität, doch vermag es Nahrung höherer Qualität und damit ein breites Nahrungsangebot kaum effektiv zu nutzen.

Die Colobinae wurden daher lange Zeit als durch ihr Verdauungssystem auf Blattfutter spezialisierte, aber eben auch eingeschränkte Primaten angesehen (RIPLEY 1984). Doch muß von diesem Bild heute Abstand genommen werden (s. dazu auch DASILVA 1992; KAY & DAVIES 1994). Wie die bisher durchgeführten Feldstudien zeigen, zeichnen sich die Schlank- und Stummelaffen zum einen durch eine erhebliche Variationsbreite in der Nahrungszusammensetzung aus, die keineswegs immer von Blättern dominiert wird, sondern auch zu einem Großteil aus Samen und Früchten bestehen kann (BENNETT & DAVIES 1994; OATES 1994; s. dazu auch die oben angeführten Anmerkungen von CHIVERS (1994) zur Evolution des Colobinen-Magens). Zum anderen erweist sich das Verdauungssystem der Colobinae anatomischen und physiologischen Untersuchungen zufolge als wesentlich flexibler als bisher angenommen (CATON 1999; KAY & DAVIES 1994). So tritt neben der prägastrischen Fermentation zusätzlich ein im Colon ablaufender postgastrischer Verdauungsprozess auf, dem ebenfalls eine wichtige ernährungsphysiologische Bedeutung zukommt (CATON 1999; KAY & DAVIES 1994; KAY et al. 1976). Bereits PARRA (1978) und DEMMETT & VAN SOEST (1985) wiesen darauf hin, dass die prägastrische Fermentation für Tiere mit einem Körpergewicht unter zehn Kilogramm - ein Wert, der nur von wenigen Colobinen-Spezies überschritten wird (s. OATES et al. 1994) - als energieliefernder Prozess allein nicht ausreicht. CATON'S (1999) Ergebnisse zufolge ist die Verdauungsstrategie der Colobinae als gastro-colische Fermentation zu bezeichnen. Diese Befunde präsentieren uns die Colobinae in einer differenzierteren Weise. Das wohl wichtigste Charakteristikum ihres Verdauungssystems ist nicht länger die Fähigkeit, große Mengen an Blättern zu sich nehmen zu können, sondern seine außerordentliche Flexibilität, die es ihnen ermöglicht, ein breites Futterangebot zu nutzen, gegebenenfalls aber auch auf Nahrung geringerer Qualität auszuweichen und so u.a. ökologisch ungünstige Gebiete wie z.B. die artarmen Wälder des nördlichen Kongobeckens zu besiedeln (KAY & DAVIES 1994; MITANI 1992; OATES & DAVIES 1994).

---

<sup>1</sup> Um diesem Verlust entgegenzuwirken, zeigen manche postgastrisch verdauenden Herbivoren, darunter z.B. der Kleine Wieselmaaki (*Lepilemur ruficaudatus*) und Berggorilla (*Gorilla gorilla beringei*), Coprophagie (HÖRNICKE & BJÖRNHAG 1980).

Zweifelsohne sind die Colobinae im Vergleich zu anderen Primaten wie z.B. ihrer Schwestergruppe, den Cercopithecinae nach wie vor als folivor zu charakterisieren (CHIVERS 1994), doch lassen sich innerhalb des Taxons gewisse Abgrenzungen vornehmen. So nehmen die Vertreter der Gattung *Trachypithecus* im allgemeinen größere Mengen an Blättern zu sich als z.B. die kleineren, mehr frugivoren *Presbytis*-Spezies, was u.a. auf deren geringere Körpergröße zurückzuführen ist (CHIVERS 1994; CHIVERS & HLADIK 1984). Aber auch innerhalb einer Gattung bzw. einzelner Arten zeichnet sich eine gewisse Variabilität ab (vgl. z.B. *T. auratus* bei KOOL 1989 und BECKWITH 1995; *T. obscurus* bei CURTIN 1980 und MACKINNON & MACKINNON 1980; *T. pileatus* bei ISLAM & HUSAIN 1982 und STANFORD 1991), deren Analyse uns Hinweise auf den Einfluß ökologischer Faktoren sowie einen Einblick in die Anpassungsfähigkeit der jeweiligen Spezies und damit nicht zuletzt die Grundlage für adäquate Schutzmaßnahmen geben kann. In diesem Kapitel wird das Nahrungsverhalten der beiden Fokusgruppen in Bezug auf seine Zusammensetzung und saisonale Variabilität in Abhängigkeit vom Futterangebot untersucht und diskutiert werden.

#### 4.3.2 Methoden

Die Analyse des Ernährungsverhaltens basiert auf den während des 'scan-sampling' (s. Kap. 2.2) erhobenen 'Individuellen Nahrungsaufnahme-Einheiten' (INAE). Hier ist anzumerken, dass mit dieser Aufnahmemethode nicht die tatsächlich verzehrte Nahrungsmenge gemessen, sondern der in die Nahrungsaufnahme investierte Zeitanteil erfasst wird. Eine *nicht-invasive* Bestimmung der Futterquantität würde zum einen eine andere, im Feld oft nur schwer durchführbare Beobachtungstaktik, das 'focal-animal-sampling' (ALTMANN 1974) erfordern, und auch dann wäre es vermutlich kaum möglich, die verzehrten Bestandteile zu zählen. Wie aus eigenen, zwischen den 'scans' durchgeführten Zählversuchen hervorging, lassen sich die von einem Individuum gefressenen Früchte und Samen noch relativ leicht erfassen, doch erweist sich dies bei Blättern und Blüten, die meist bündelweise in den Mund geschoben werden, als unmöglich. Daher kam auch in vielen anderen Studien zur Nahrungsökologie von Colobinen die 'scan-sampling'-Technik zur Anwendung (z.B. BECKWITH 1995; BENNETT 1983; CLUTTON-BROCK 1972; KOOL 1989; OATES et al. 1980), was einen Vergleich der Ergebnisse zuläßt.

Aus den bereits in Kap. 4.2.2 erwähnten Gründen werden auch hier nur wieder die erwachsenen Gruppenmitglieder berücksichtigt und die weiblichen Altersklassen 'subadult' und 'adult' zusammengefaßt. Für Gruppe A liegen insgesamt 6738, für Gruppe B 5217 INAE vor. Nicht in allen Fällen jedoch konnte die dabei verzehrte Futterpflanzenart bzw. das jeweilige Teil erkannt werden. Hierfür existieren in Gruppe A je 6496 und 6519 gesicherte Beobachtungen, in B 4911 bzw. 5065. Konnte eine Pflanzenart während der Datenaufnahme nicht identifiziert werden, so wurde später eine Probe genommen (s. Vegetationsanalyse, Kap. 3.3). An Pflanzenbestandteilen wurden folgende Kategorien unterschieden: junge (inklusive Blattknospen) Blätter, mature Blätter, alte Blätter, Blattstiele, Triebe, Blüten (inklusive Knospen), Früchte (hierunter fielen alle ganz, d.h. ein-

schließlich Perikarp (Schale), Fruchtfleisch und Samen verzehrten Früchte, sowie alle Früchte, die entweder ohne Schale oder ohne Samen gefressen wurden), Samen und Rinde. Infolge der Unkenntnis artspezifischer Fruchtentwicklung sowie simultanem Vorkommen reifer und unreifer Früchte an einem Baum konnte der Reifegrad der verzehrten Früchte nicht immer beurteilt werden.

Die Daten wurden wieder auf zwei Arten analysiert (vgl. auch Kap. 4.2.2): einmal 'gepoolt', d.h. als prozentualer Anteil am jährlichen bzw. monatlichen Gesamtnahrungsverhalten, worauf v.a. die allgemeinen Ergebnisse zur Darstellung des Ernährungsverhaltens der beiden Gruppen beruhen. Der statistischen Überprüfung von Unterschieden z.B. zwischen den Gruppen, Geschlechtern, Jahreszeiten etc. bzw. Korrelationsanalysen liegen dagegen einzelne Tages- bzw. Monatswerte zugrunde. Zum Vergleich von Regen- und Trockenzeit s. Kap. 4.2.2.

Um herauszufinden, ob die Languren bestimmte Pflanzen bevorzugt fressen, wurden Selektivitätswerte berechnet. Genau genommen müßte hierfür die jährliche Primärproduktion einer Art mit ihrer Nutzung durch die Tiere verglichen werden, was aber kaum möglich ist. Daher stellen viele Autoren eine Relation zwischen der Nutzungshäufigkeit und der Dichte (z.B. CLUTTON-BROCK 1972; OATES 1977a) oder der Stammkreisfläche (BENNETT 1983; DAVIES 1984) einer Pflanzenart auf. Diese Methode berücksichtigt allerdings nur jeweils einen von mehreren die Wichtigkeit einer Pflanzenspezies im Habitat charakterisierenden Faktoren (s. Kap. 3.3). In dieser Studie wird daher der alle Importanzwerte einbeziehende IP-KV (s. Kap. 3.3) herangezogen und der Selektivitätswert nach folgender Formel ermittelt:

$$\text{Selektivitätswert (SW)} = \frac{\text{Anteil einer Pflanzenart an der Gesamtfresszeit (\%)}}{\text{IP-KV der Art (\%)}}$$

Beträgt der SW 1, so wurde die jeweilige Art so häufig verzehrt, wie ihrer Bedeutung entsprechend zu erwarten war, liegt er über 1, so wurde sie häufiger als erwartet gefressen, also selektiert. Der SW konnte lediglich für die in den botanischen 'Plots' enthaltenen Spezies berechnet werden, da nur hierfür ein IP-KV vorlag (s. Kap. 3.3).

Als zweite Meßgröße wurde die Nahrungsdiversität nach SHANNON (PIELOU 1966, 1969) bestimmt, die sowohl einen Anhaltspunkt für die taxonomische Diversität liefert, als auch die relativen Anteile der genutzten Pflanzenarten berücksichtigt. Sie berechnet sich nach der Formel

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

mit:

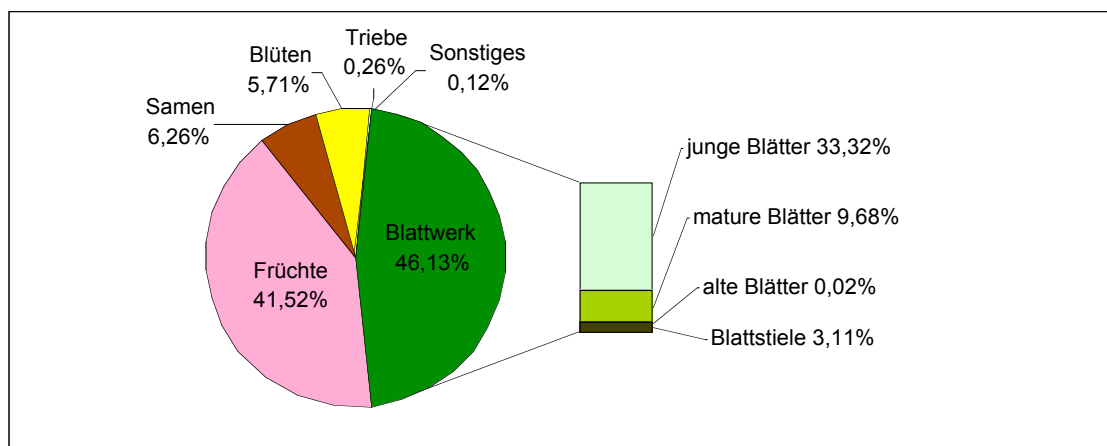
- H': Nahrungsdiversität (Shannon-Index)
- S: Gesamtzahl der genutzten Pflanzenarten
- p<sub>i</sub>: Rel. Nutzungshäufigkeit der i-ten Art (prozentualer Anteil der Art i an der Gesamtnahrung)
- ln: natürlicher Logarithmus



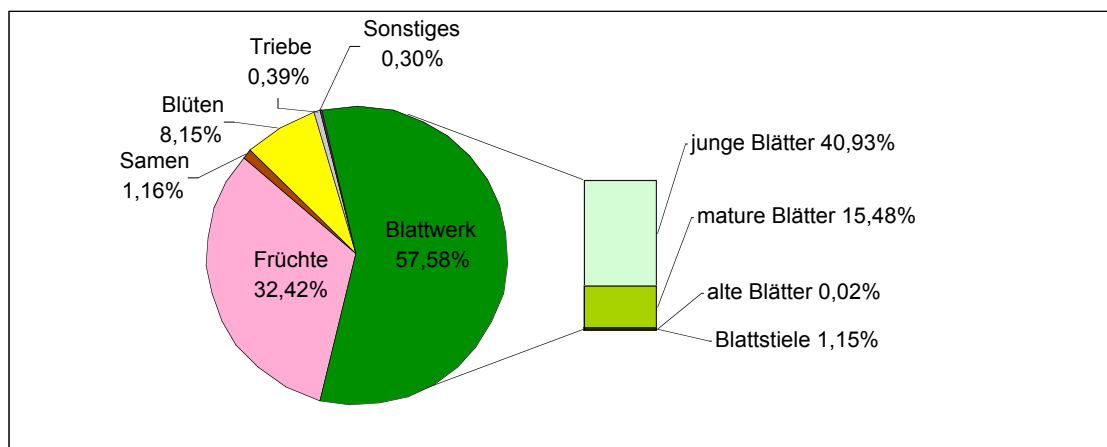
### 4.3.3 Ergebnisse

#### 4.3.3.1 Nahrungsbestandteile

Wie für herbivore Primaten zu erwarten war, bestand die Nahrung der Languren zu fast 100% aus pflanzlichen Komponenten: Bei Gruppe A entfielen hierauf 99,92%, der Rest auf Geophagie sowie die einmalige Aufnahme von Termitennestmaterial. Gruppe B nahm in 99,72% der Fälle Pflanzenkost zu sich und einmal Erde. Die prozentuale Verteilung des Gesamtnahrungsverhaltens auf die verschiedenen Bestandteile ist in Abb. 4.10 wiedergegeben.



a) Gruppe A



b) Gruppe B

Abb. 4.10: Prozentualer Anteil verschiedener Bestandteile am Gesamtnahrungsverhalten (A: 6519 INAE; B: 5065 INAE) der beiden Studiengruppen.

Den größten Anteil machte bei beiden Gruppen das Blattwerk aus, doch lag er bei Gruppe B mit 57,58% signifikant höher als bei Gruppe A mit 46,13% (im Mittel je 60,37% und 47,56%; MANN-WHITNEY-U-TEST:  $U=1060,5$ ;  $n_1=n_2=55$ ;  $p=0,007$ ). Es wurden vor allem junge Blätter gefressen. Bei Gruppe A entfielen darauf 72,23% der Folivorie bzw. 33,32% des Gesamtnahrungsverhaltens, bei Gruppe B 71,08% bzw. 40,93%. Mature Blätter machten bei B 26,88% der Blattnahrung

(15,48% aller INAE) aus, bei A 20,98% (9,68% aller INAE). Der Rest entfiel fast vollständig auf Blattstiele, wovon Gruppe A mit 6,74% (3,11% aller INAE) wiederum mehr zu sich nahm als Gruppe B (2,01% der Folivorie bzw. 1,15% der Gesamtnahrung). Alte Blätter wurden in jeder Gruppe nur einmal, wahrscheinlich eher 'aus Versehen' denn beabsichtigt, gefressen.

Der Fruchtanteil lag bei Gruppe A mit 41,52% fast genauso hoch wie der des Blattwerks. Knapp zwei Drittel (64,20%) aller Früchte wurden ganz verzehrt, 29,62% ohne Samen und 6,18% ohne Perikarp (in Abbildung 4.10 nicht weiter differenziert). Reife Früchte machten mindestens die Hälfte (50,52%), unreife mindestens 31,27% der Frugivorie aus. Auf besonders saftige Früchte (d.h. Früchte mit einem hohem Fruchtfleischanteil) wiederum entfielen 35,80%.

Samen machten 6,26% ihrer Nahrung aus, Blüten 5,71% und Triebe 0,26%. Die restlichen 0,12% wurden unter der Kategorie Sonstiges zusammengefaßt, dabei handelte es sich um das Fressen von Rinde (0,04%), Termitennestmaterial (0,02%) und Geophagie (0,06%).

Im Vergleich zu Gruppe A nahm Gruppe B signifikant weniger Früchte (32,42%) zu sich (im Mittel 30,12% versus 43,85%;  $U=1033$ ;  $n_1=n_2=55$ ;  $p=0,004$ ). Davon wurden 54,94% ganz verspeist, 39,27% ohne Samen und 5,79% ohne Perikarp. Mindestens 47,47% aller Früchte waren als reif, mindestens 39,63% als unreif einzustufen; der Anteil an saftigen Früchten betrug 35,30%.

Der Samenkonsum lag mit 1,16% ebenfalls deutlich unter dem Wert von Gruppe A, doch hängt dies mit der kürzere Beobachtungszeit von elf statt zwölf Monaten zusammen. So fehlt in der quantitativen Datenaufnahme von Gruppe B der Monat Juli 1999, in dem für kurze Zeit große Mengen an *Albizzia lebbekoides* - Samen zur Verfügung standen<sup>1</sup>, die von den Languren intensiv genutzt wurden. Wie weiter unten zu sehen sein wird (s. Abschnitt 4.3.3.3), bestand das Nahrungsbudget von Gruppe A im Juli 1999 zu 46,48% aus Samen, wodurch bereits 72,79% des gesamten Samenfressens abgedeckt wurden. Im weiteren Verlauf des Beobachtungszeitraumes nahm Gruppe A nicht wesentlich mehr Samen zu sich (Anteil am Gesamtnahrungsverhalten von August 1999 - Juni 2000 im Mittel 1,70%) als Gruppe B (im Mittel 1,07%;  $U=1292,5$ ;  $n_1=n_2=55$ ;  $p=0,910$ ). 8,15% aller INAE von Gruppe B entfielen auf Blüten, 0,39% auf Triebe. Rinde, Geophagie und Trinken machten je 0,02%, 0,02% und 0,26% aus und sind in Abbildung 4.10 unter 'Sonstiges' aufsummiert. Da es im Untersuchungsgebiet kein Süßwasserreservoir gab, stand den Tieren nur das nach Regenfällen - und damit in größeren Mengen und über einen längeren Zeitraum lediglich in der Regenzeit - in Baumlöchern und ausgehöhlten Steinen angesammelte Wasser zur Verfügung. Trinken wurde nur während der Monate des Wintermonsuns und auch hier relativ selten beobachtet. Gruppe A nahm zwar auch Wasser zu sich, doch fand dies nie zum Zeitpunkt eines 'scans' statt und fehlt daher in deren Gesamtnahrungsbudget.

<sup>1</sup> Die Früchte von *Albizzia lebbekoides* entwickeln sich im Zeitraum von April-Juni (s. Kap. 3.3, Abb. 3.16). Gegen Ende Juni / Anfang Juli sind Fruchtfleisch und Perikarp bereits völlig vertrocknet, doch bleiben die Schoten samt Samen noch für einige Wochen an den Ästen hängen, ehe sie schließlich abfallen.

### 4.3.3.2 Genutzte Pflanzenarten

#### 4.3.3.2.1 Nahrungsliste

Die Tabellen 4.12 und 4.13 geben eine Übersicht über alle von den Languren konsumierten Pflanzenarten. Neben Taxon und Wuchsform sind zudem jeweils der prozentuale Anteil am Gesamtnahrungsverhalten, die genutzten Bestandteile und - für die durch die Vegetationsplots erfassten Arten - der im jeweiligen Wohngebiet ermittelte Rang des auf Kronenvolumen basierenden 'Importance Percentage' aufgelistet (s. Kap 3.3, Tab. 3.8). Manchmal, d.h. z.B. unter schlechten Sichtbedingungen, konnte eine während der Datenaufnahme gefressene Pflanze nicht sofort identifiziert werden. Dabei handelte es sich meist um Lianen, die vor allem in der Regenzeit oft dicht neben- bzw. ineinander wuchsen, so dass auch bei einem späteren Aufsuchen des Freßplatzes nicht mehr eindeutig festgestellt werden konnte, welches Gewächs die Languren zu sich genommen hatten. Diese nicht identifizierten Pflanzen sind am Ende jeder Tabelle unter 'diverse Lianen bzw. Sträucher' aufgeführt und werden bei den folgenden Erläuterungen nicht weiter berücksichtigt.

Gruppe A ernährte sich von 50 verschiedenen Pflanzenarten aus 26 Familien. Fünf Spezies konnten nur bis auf Gattungsebene, vier ausschließlich anhand des Lokalnamens bestimmt werden. Mit 50 Futterpflanzenarten erscheint die Nahrungspalette der Languren relativ abwechslungsreich, doch kam den meisten Spezies nur eine geringe Bedeutung in der Ernährung zu. So trugen 43 Arten (86%) weniger als 5% zum Nahrungsbudget bei, bei 35 (70%) lag der Anteil sogar unter 1%. Auf die zehn am häufigsten genutzten Arten wird im nächsten Abschnitt (4.3.3.2.2) eingegangen.

33 (66%) der 50 Spezies wuchsen baum-, 13 (26%) lianen-, zwei (4%) strauch- und weitere zwei (4%) krautartig. Die wichtigsten Nahrungslieferanten waren Bäume, auf sie entfielen insgesamt 78,40% des Freßverhaltens. Den größten Anteil daran wiederum hatten mit 71,15% sogenannte 'Plot-Arten', d.h. Arten, die auch durch die Vegetationsanalyse des Wohngebietes von Gruppe A erfasst worden waren. Wie in Kapitel 3.3 dargestellt, enthielten die botanischen 'Plots' in A insgesamt 25 Baumarten, wovon 19 genutzt wurden. Unter den sechs restlichen Spezies, die in Ernährung der Languren keine Rolle spielten, befanden sich fünf ihrem 'Importance Percentage' nach eher unbedeutende Arten wie z.B. *Cassia fistula* (IP-KV-Rang 13) oder *Grewia celtidifolia* (Rang 18), aber auch die zweit wichtigste Art *Schoutenia ovata*. Auffällig ist zudem, dass auch die dritt wichtigste Art im Wohngebiet, *Bridelia monaica*, kaum gefressen wurde. Ihr Anteil am Nahrungsbudget betrug 0,34%. Die restlichen 14 genutzten, nicht in den 'Plots' vertretenen Baumarten machten 7,25% der Gesamtdiät aus. Lianen (inklusive 'diverse') gingen mit 11,05% ins Nahrungsbudget ein, Sträucher (inklusive 'diverse') mit 9,61% und Kräuter mit 0,86%.

Tab. 4.12: Liste der von Gruppe A genutzten Nahrungspflanzenarten und -bestandteile. Wuchsform: B: Baum, K: krautige Pflanze, L: Liane, S: Strauch; Bestandteile: T: Triebe, jB: junge Blätter, mB: mature Blätter, aB: alte Blätter, Bs: Blattstiele, B: Blüten, F: Früchte, S: Samen, So: Sonstiges.

Nr.	Art	Familie	Wuchsform	IP-KV Rang	% des N.v.	Vegetative Teile					Reprod. Teile			
						T	jB	mB	aB	Bs	B	F	S	So
1.	<i>Acacia leucophloea</i>	Mimosaceae	B	25	6,45		x	x			x	x		
2.	<i>Acacia</i> sp.	Mimosaceae	B		1,11		x	x						
3.	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Mimosaceae	B	9	9,33		x				x	x	x	
4.	<i>Allophyllus cobbe</i>	Sapindaceae	B	19	0,55							x		
5.	<i>Alstonia scholaris</i>	Apocynaceae	B		0,03						x			
6.	<i>Antidesma ghesambilla</i>	Euphorbiaceae	B		0,60						x	x		
7.	<i>Azadirachta indica</i>	Meliaceae	B	23	0,23		x	x				x		
8.	<i>Azima sarmentosa</i>	Salvadoraceae	L		0,06		x	x				x		
9.	<i>Barleria prionitis</i>	Acanthaceae	K		0,63			x			x	x		
10.	<i>Bridelia monaica</i>	Euphorbiaceae	B	3	0,34							x		
11.	<i>Capparis sepiaria</i>	Capparidaceae	L		1,03	x	x	x			x	x		
12.	<i>Cardiospermum halicacabum</i>	Sapindaceae	L		0,22			x				x		
13.	<i>Cassia surattensis</i>	Caesalpiniaceae	B		0,05			x						
14.	<i>Celtis wightii</i>	Ulmaceae	B		0,09		x							
15.	<i>Clausena harmandiana</i>	Rutaceae	B		0,15			x						
16.	<i>Crataeva odorata</i>	Capparidaceae	B		0,34		x				x			
17.	<i>Croton</i> sp.	Euphorbiaceae	L		0,89			x			x	x		
18.	<i>Dalbergia latifolia</i>	Fabaceae	B	15	0,91		x				x	x		
19.	<i>Derris</i> sp.	Fabaceae	L		0,48		x	x				x		
20.	<i>Exocarpus latifolia</i>	Santalaceae	B	10	0,63		x	x				x		x
21.	<i>Ficus callosa</i>	Moraceae	B		0,60		x					x		
22.	<i>Ficus glabella</i>	Moraceae	B		2,49		x					x		
23.	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	B	8	7,07		x	x				x		
24.	<i>Ficus superba</i>	Moraceae	B		0,03							x		
25.	<i>Ficus tinctoria</i>	Moraceae	B		0,28		x	x						
26.	<i>Flacourtia indica</i>	Flacourtiaceae	B		0,89		x	x			x			
27.	<i>Glochidion rubrum</i>	Euphorbiaceae	B	14	0,08						x			
28.	<i>Grewia koordersiana</i>	Tiliaceae	B	1	9,13		x	x			x	x		
29.	<i>Helicteres isora</i>	Sterculiaceae	S		0,03						x			
30.	<i>Kleinhovia hospita</i>	Sterculiaceae	B	6	4,17		x	x		x	x	x		
31.	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	S		9,44		x	x			x	x		
32.	<i>Mallotus</i> sp.	Euphorbiaceae	B	11	0,35						x	x		
33.	<i>Marsdenia</i> sp.	Asclepiadaceae	L		0,31		x	x	x					
34.	<i>Meyna grisea</i>	Rubiaceae	B		0,11		x	x						
35.	<i>Paramignya trimera</i>	Rutaceae	L		0,11	x	x	x			x			
36.	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	B	7	12,95		x				x	x		x
37.	<i>Porana volubilis</i>	Convolvulaceae	L		2,71		x	x			x			
38.	<i>Protium javanica</i>	Burseraceae	B		0,48		x					x		
39.	<i>Schleichera oleosa</i>	Sapindaceae	B	4	3,96		x				x	x	x	
40.	<i>Secamone elliptica</i>	Asclepiadaceae	L		0,11			x						
41.	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	B	12	12,05		x	x			x	x		
42.	<i>Strychnos lucida</i>	Loganiaceae	B	24	0,38		x	x			x			
43.	<i>Terminalia microcarpa</i>	Combretaceae	B	20	0,17		x				x			
44.	<i>Thespesia populnea</i>	Malvaceae	B	16	1,26	x	x	x			x			
45.	<i>Uvaria rufa</i>	Annonaceae	L		0,15		x	x						
46.	<i>Vitex pinnata</i>	Verbenaceae	B	5	1,14		x	x		x				
47.	Bun Patisalah	-	L		0,12			x				x		
48.	Delimoan	-	L		0,09		x	x						
49.	Kayu Joh	-	L		0,02							x		
50.	Waru-Waruan	-	K		0,23						x			
	Lianen diverse	-	L		4,76	x	x	x			x	x		
	Sträucher diverse	-	S		0,14		x	x				x		

Tab. 4.13: Liste der von Gruppe B genutzten Nahrungspflanzenarten und -bestandteile. Legende s. Tab. 4.12.

Nr.	Art	Familie	Wuchs- form	IP-KV Rang	% des Nahr.v.	Vegetative Teile				Reprod. Teile			
						T	jB	mB	aB	Bs	B	F	S
1.	<i>Acacia</i> sp.	Mimosaceae	B		1,57		x						
2.	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Mimosaceae	B	9	2,22		x				x	x	x
3.	<i>Allophyllus cobbe</i>	Sapindaceae	B	20	0,33							x	
4.	<i>Azadirachta indica</i>	Meliaceae	B		0,75	x	x	x		x		x	
5.	<i>Azima sarmentosa</i>	Salvadoraceae	L		0,18		x	x					
6.	<i>Barleria prionitis</i>	Acanthaceae	K		0,41			x			x	x	
7.	<i>Bridelia monaica</i>	Euphorbiaceae	B	3	0,94							x	
8.	<i>Capparis sepiaria</i>	Capparidaceae	L		1,75	x	x	x			x	x	
9.	<i>Cardiospermum halicacabum</i>	Sapindaceae	L		0,18			x					
10.	<i>Cassia surattensis</i>	Caesalpiniaceae	B		0,31		x	x					
11.	<i>Clausena harmandiana</i>	Rutaceae	B		0,20		x	x					
12.	<i>Croton</i> sp.	Euphorbiaceae	L		0,41		x	x			x	x	
13.	<i>Dalbergia latifolia</i>	Fabaceae	B		0,02						x		
14.	<i>Derris</i> sp.	Fabaceae	L		0,75		x	x				x	
15.	<i>Exocarpus latifolia</i>	Santalaceae	B	10	0,39		x	x					
16.	<i>Ficus glabella</i>	Moraceae	B		0,02		x						
17.	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	B	8	6,07		x	x				x	
18.	<i>Ficus superba</i>	Moraceae	B		0,16		x						
19.	<i>Flacourtia indica</i>	Flacourtiaceae	B		0,67		x	x					
20.	<i>Glochidion rubrum</i>	Euphorbiaceae	B	11	0,06							x	
21.	<i>Grewia celtidifolia</i>	Tiliaceae	B	19	0,04							x	
22.	<i>Grewia koordersiana</i>	Tiliaceae	B	1	9,69		x	x			x	x	
23.	<i>Guettarda speciosa</i>	Rubiaceae	B		0,08			x					
24.	<i>Helicteres isora</i>	Sterculiaceae	S		0,12						x		
25.	<i>Kleinhovia hospita</i>	Sterculiaceae	B	5	2,61		x	x		x		x	
26.	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	S		9,04		x				x	x	
27.	<i>Mallotus</i> sp.	Euphorbiaceae	B	12	0,33		x				x	x	
28.	<i>Marsdenia</i> sp.	Asclepiadaceae	L		0,10			x					
29.	<i>Meyna grisera</i>	Rubiaceae	B		2,50		x	x					
30.	<i>Paramignya trimera</i>	Rutaceae	L		0,24	x	x					x	
31.	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	B	15	9,92		x					x	
32.	<i>Pongamia pinnata</i>	Fabaceae	B		7,43		x				x		x
33.	<i>Porana volubilis</i>	Convolvulaceae	L		7,03		x	x			x		
34.	<i>Protium javanica</i>	Burseraceae	B	17	0,59		x	x				x	
35.	<i>Schleichera oleosa</i>	Sapindaceae	B	6	4,91		x	x			x	x	x
36.	<i>Schoutenia ovata</i>	Tiliaceae	B	2	0,29						x		
37.	<i>Secamone elliptica</i>	Asclepiadaceae	L		0,49		x	x					
38.	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	B	7	10,16		x	x			x		
39.	<i>Strychnos lucida</i>	Loganiaceae	B		0,31		x				x		
40.	<i>Terminalia microcarpa</i>	Combretaceae	B	14	4,38		x				x	x	
41.	<i>Thespesia populnea</i>	Malvaceae	B	13	1,53		x	x	x		x		
42.	<i>Uvaria rufa</i>	Annonaceae	L		0,73		x	x			x	x	
43.	<i>Vitex pinnata</i>	Verbenaceae	B	4	3,24		x	x		x	x		
44.	Bun Trenggulun	-	L		0,12		x						
45.	Delimoan	-	L		1,32		x	x					
46.	Waru-Waruan	-	K		0,02						x		
	Lianen diverse	-	L		5,23	x	x	x			x	x	x

Von 40 Futterpflanzenarten (80%) nahm Gruppe A vegetative Komponenten wie Triebe (3 Arten), junge Blätter (33 Arten), mature Blätter (30 Arten) und/oder Blattstiele (2 Arten). Das einzige alte Blatt, das jemals verzehrt wurde, stammte von der Liane *Marsdenia* sp..

Nahezu gleich viele Spezies (39 bzw. 78%) lieferten den Languren reproduktive Teile. Blüten wurden von 25 Arten gefressen, Früchte von 28 Arten. Die Früchte von *Phyllanthus emblica* wurden ohne Kern, die von *Schleichera oleosa* ohne Perikarp, alle anderen dagegen vollständig verzehrt (in der Tabelle nicht weiter differenziert). Außer den Samen vertrockneter *Albizzia lebbekoides* - Schoten (s.o.) wurden noch die von *Schleichera oleosa* genutzt. *Schleichera oleosa* bildet ein dickes Perikarp aus, so dass der Samen der nach der Fruchtphase (November/Dezember) noch übrig gebliebenen, verdorrt und abgefallenen Früchte nicht auskeimt, sondern monatelang auf dem Boden liegenbleibt. Vor allem im September 1999, aber auch im April 2000 konnte die Languren von Gruppe A mehrmals dabei beobachtet werden, wie sie mit den Zähnen *Schleichera oleosa* - Nüsse knackten und anschließend den Kern fraßen. Die Samen von *Schleichera oleosa* wurden damit wie die von *Albizzia lebbekoides* einerseits zusammen mit dem Fruchtfleisch (während der Fruchtphase), andererseits ohne weitere Bestandteile (außerhalb der Fruchtphase) verzehrt.

Bei den unter 'Sonstiges' aufgelisteten Bestandteilen handelte es sich um von *Phyllanthus emblica* bzw. *Exocarpus latifolia* stammendes Rindenmaterial.

Betrachtet man nur die Kategorien Blätter (junge, mature oder alte), Blüten und Früchte, so nahmen die Languren von elf Futterpflanzen (22%) alle drei Komponenten, von zehn (20%) ausschließlich Blätter und von jeweils vier Arten (8%) nur Blüten oder Früchte. Mindestens zwei Teile wurden von 31 Pflanzenarten (62%) verzehrt.

Die Nahrungsliste von Gruppe B umfaßte insgesamt 46 Futterpflanzenarten aus 24 Familien. Auch hier konnten fünf Spezies lediglich bis auf Gattungsebene bestimmt werden, dabei handelte es sich um dieselben wie bei Gruppe A (*Marsdenia* sp., *Croton* sp., *Mallotus* sp., *Derris* sp. und *Aca-cia* sp.). Drei weitere Exemplare waren nur dem Lokalnamen nach bekannt, wovon zwei ebenfalls in der Nahrungsliste von Gruppe A enthalten sind (Delimoan und Waru-Waruan). Vergleicht man die Listen beider Gruppen miteinander, so wird deutlich, dass sich deren Nahrungspaletten sehr ähneln. Sie stimmten in 41 Spezies überein. Wie Gruppe A nutzte auch Gruppe B die meisten Futterpflanzenarten nur zu einem geringen Prozentsatz. So trugen 39 Arten (84,78%) jeweils weniger als 5%, 29 (63,04%) je weniger als 1% zum Nahrungsbudget bei (näheres zu den zehn am meisten konsumierten Arten s.u.).

Unter den 46 Nahrungspflanzen befanden sich 30 (65,22%) Baum-, 12 (26,08%) Lianen- und je zwei (4,35%) Strauch- bzw. Krautarten. Wie bei A waren auch bei Gruppe B die Bäume Hauptnahrungslieferanten, auf sie entfielen nahezu Dreiviertel aller INAE (71,70%). Den 'Plot-Arten' kam mit 57,67% an der Gesamtdiät allerdings keine so große Bedeutung zu wie in Gruppe A. 18 der 20 durch die Vegetationsanalyse erfassten Baumarten in HR B lieferten den Languren verwertbare

Nahrungsbestandteile. Nicht genutzt wurden die ihrem 'Importance Percentage' nach relativ unbedeutenden Arten *Antidesma ghesambilla* (Rang 16) und *Croton argyratus* (Rang 18). *Schoutenia ovata*, die im Wohngebiet von Gruppe B ebenfalls den zweiten IP-KV-Rangplatz einnahm, wurde zwar im Gegensatz zu Gruppe A gefressen, doch spielte sie mit einem Anteil von 0,29% an der Gesamtdiät fast keine Rolle. Dasselbe gilt für die dritt wichtigste Spezies *Bridelia monaica*, worauf Gruppe B 0,94% aller INAE verwandte.

Die zwölf Baumarten, die nicht in der botanischen Stichprobe enthalten waren, gingen mit 14,03% in das Nahrungsbudget von B ein. Dieser verhältnismäßig hohe Anteil kam v.a. durch die Nutzung einer Spezies, *Pongamia pinnata* zustande, die bei 7,43% aller INAE konsumiert wurde. Im Vergleich zu Gruppe A ernährte sich Gruppe B zudem von einem höheren Prozentsatz Lianen. Sie machten (inklusive 'diverse') 18,55% der Gesamtdiät aus. Auf Sträucher entfielen 9,16%, auf krautige Gewächse 0,43%.

Von 38 Futterpflanzenarten (82,61%) wurden vegetative Teile verzehrt. Je drei Arten lieferten Triebe und Blattstiele, 34 junge Blätter, 27 mature Blätter und eine Spezies (*Thespesia populnea*) ein altes Blatt.

Reproduktive Komponenten stammten von 31 Spezies (67,39%). Dabei dienten den Languren 22 Arten als Blüten-, 21 als Frucht- und drei als Samenquelle. Die Früchte von *Terminalia microcarpa* und *Phyllanthus emblica* wurden ohne Kern, von *Schleichera oleosa* ohne Perikarp, alle anderen ganz verspeist. Wie Gruppe A nahm Gruppe B die Samen von *Albizzia lebbekoides* und *Schleichera oleosa* nicht nur beim Verzehren der Früchte, sondern auch (außerhalb der Fruchtphase) 'pur' zu sich. Des Weiteren wurden während der Fruchtzeit gezielt die Samen von *Pongamia pinnata* gefressen, diese Spezies diente also ebenfalls als Samen-, nicht aber als Fruchtlieferant. Das einmalige Konsumieren von Rinde (s. 4.3.3.1) ist in der Tabelle nicht aufgelistet, da nicht nachvollzogen werden konnte, von welcher Baumart sie stammte.

Werden nur die drei Bestandteile Blätter (jung, matur, alt), Blüten und Früchte in Betracht gezogen, so gab es elf Futterpflanzenarten (23,91%), wovon alle drei Komponenten, 15 (32,61%), wovon nur die Blätter und je vier Arten (8,70%), wovon lediglich Blüten oder Früchte genommen wurden. Die Hälfte aller Nahrungspflanzen (23) lieferten mindestens zwei Bestandteile.

#### 4.3.3.2.2 Die zehn am häufigsten genutzten Pflanzenarten

Die zehn wichtigsten Futterpflanzenarten im Nahrungsspektrum der Languren und die davon genutzten Bestandteile sind für Gruppe A in Abb. 4.11, für Gruppe B in Abb. 4.12 dargestellt. Die jeweils unter den Abbildungen aufgeführten Tabellen (4.14 und 4.15) geben eine Übersicht über den prozentualen Anteil der zehn Spezies an der Gesamtnahrungsaufnahme bzw. der entsprechend verwendeten Teile an der Folivorie, Florivorie, Frugivorie und Granivorie. Als Anhaltspunkt für die Bedeutung, die der jeweiligen Art dadurch im Vergleich zu allen anderen Futterpflanzenar-

ten zukam, dienen die anhand der Prozentwerte ermittelten Rangplätze. Des weiteren ist in der letzten Spalte - für die durch die Vegetationsanalyse erfassten 'Plot-Arten' - wieder der Rangplatz ihres auf dem Kronenvolumen basierenden 'Importance Percentage' im jeweiligen Wohngebiet angegeben.

Die zehn am häufigsten genutzten Arten machten bei Gruppe A insgesamt 77,25%, bei Gruppe B 71,86% der Gesamtnahrungsaufnahme aus. Auffällig ist, dass von den meisten Spezies überwiegend nur ein Bestandteil verzehrt wurde. Zunächst sei Gruppe A betrachtet. Die für sie bedeutendste Futterpflanze war die in ihrem Habitat siebträngige *Phyllanthus emblica*, worauf 12,95% aller INAE entfielen. Die Languren nahmen davon nahezu ausschließlich, d.h. zu 95,12% Früchte zu sich, so dass *Phyllanthus emblica* gleichzeitig auch der wichtigste Fruchtlieferant war (29,62% der Frugivorie).

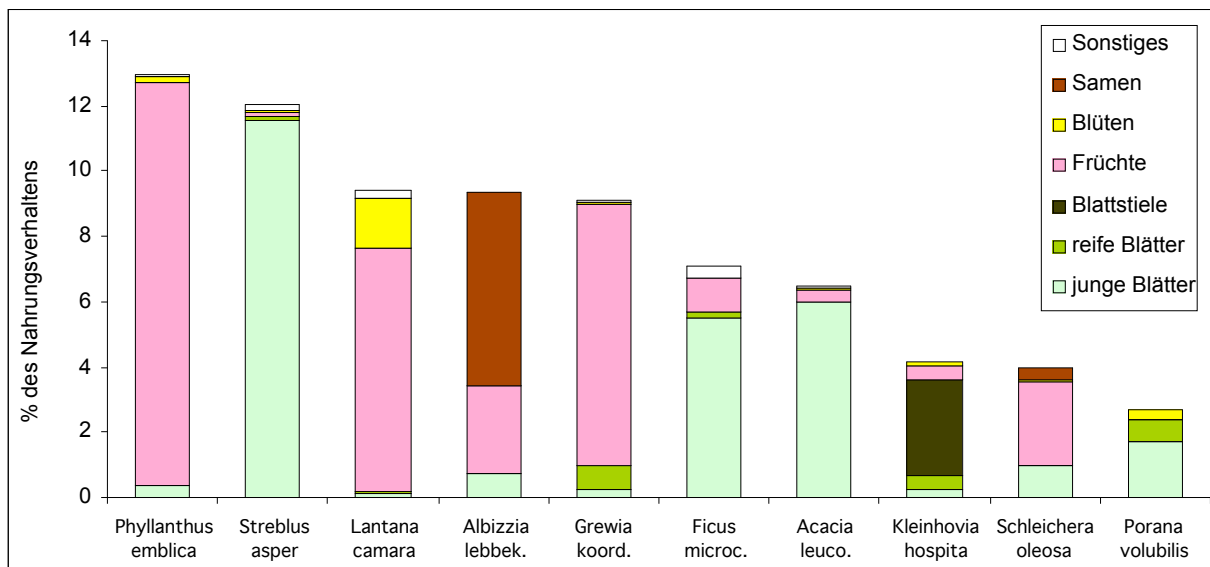


Abb. 4.11: Die zehn am häufigsten von Gruppe A genutzten Futterpflanzenarten und deren Bestandteile.

Tab. 4.14: Anteil der zehn am häufigsten von Gruppe A genutzten Futterpflanzenarten und ihrer Teile am jeweiligen Gesamtnahrungsverhalten. W: Wuchsform: B: Baum, L: Liane, S: Strauch. R: Rangplatz.

Art	Familie	W	Alle Teile		Blätter		Blüten		Früchte		Samen		IP-KV
			R	% des N.v.	R	% der Foliv.	R	% der Floriv.	R	% der Frugi.	R	% der Grani.	
<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	B	1	12,95	16	0,83	8	3,49	1	29,62	-	0,00	7
<i>Streblus asper</i>	Moraceae	B	2	12,05	1	25,27	12	1,61	20	0,22	-	0,00	12
<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	S	3	9,44	23	0,37	1	26,88	3	17,96	-	0,00	-
<i>Albizzia lebbekoides</i>	Mimosaceae	B	4	9,33	12	1,63	22	0,27	4	6,44	1	94,79	9
<i>Grewia koordersiana</i>	Tiliaceae	B	5	9,13	9	2,16	18	0,54	2	19,22	-	0,00	1
<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	B	6	7,07	3	12,27	-	0,00	7	2,48	-	0,00	8
<i>Acacia leucophloea</i>	Mimosaceae	B	7	6,45	2	12,94	17	0,81	12	0,96	-	0,00	25
<i>Kleinhowia hospita</i>	Sterculiaceae	B	8	4,17	5	7,82	13	1,61	12	1,07	-	0,00	6
<i>Sleichera oleosa</i>	Sapindaceae	B	9	3,96	10	2,10	14	1,61	5	6,18	2	5,21	4
<i>Porana volubilis</i>	Convolvulaceae	L	10	2,71	6	5,09	4	5,65	-	0,00	-	0,00	-



Die saftigen, ca. kirschgroßen, säuerlichen Früchte (Durchmesser: ca. 2,5 cm, Gewicht: ca. 5,7 g) wurden ohne Samen und nur in reifem bzw. nahezu reifem Zustand gefressen, was daran erkannt wurde, dass die Languren sie nach Beginn der neuen Fruktifikationsphase (die im Januar 2000 einsetzte, s. Kap. 3.3) erst wieder zu sich nahmen, als sie eine bestimmte Größe (ca. 75% der Endgröße) erreicht hatten. Die mit einem Anteil von 12,05% an der Gesamtdiät zweitwichtigste Spezies *Streblus asper* stellte dagegen die bedeutsamste Blätterquelle dar (25,27% der Folivorie). Vor allem ihre jungen Blätter waren unter den Languren sehr begehrt und machten 95,79% der von ihr genutzten Bestandteile aus. Den dritten, vierten und fünften Platz nahmen mit ähnlichen prozentualen Anteilen von 9,44%, 9,33% und 9,13% am Nahrungsbudget die Strauchart *Lantana camara* sowie die beiden Baumarten *Albizia lebbekoides* und *Grewia koordersiana* ein. *Grewia koordersiana*, die ihrem IP-KV nach dominanteste Baumart im Wohngebiet von Gruppe A, war für die Languren nach *Phyllanthus emblica* die bedeutendste Fruchtquelle (19,22% der Frugivorie). Sie bildet relative kleine, süßliche Früchte (Durchmesser: ca. 6 mm; Gewicht: ca. 0,08 g) aus, die stets ganz und sowohl unreif, scheinbar bevorzugt aber reif verzehrt wurden. Dies konnte jedoch wegen der z.T. schlechten Sichtbedingungen sowie der Tatsache, dass ein Baum oftmals simultan Früchte in verschiedenen Reifestadien trug, nicht genauer quantifiziert werden.

Auch *Lantana camara* spielte als Fruchtquelle eine Rolle, auf sie kamen 17,96% - und damit Rang drei - der Frugivorie. Ihre Früchte (Durchmesser: ca. 1 cm; Gewicht: ca. 1 g), die 79,12% der genutzten Bestandteile ausmachten, wurden ebenfalls ganz und nur in unreifem Zustand gefressen. Daneben nahm Gruppe A auch deren Blüten zu sich. Sie wurden in 16,31% aller auf *Lantana camara* verwandten INAE verzehrt und stellten den höchste Prozentsatz an Florivorie (26,88%). *Albizia lebbekoides* dagegen war der wichtigste Samenlieferant, auf sie entfielen 94,79% der Granivorie.

Weitere wichtige Nahrungspflanzen für Gruppe A waren die vier Baumarten *Ficus microcarpa* (7,07% am Gesamtbudget), *Acacia leucophloea* (6,45%), *Kleinhovia hospita* (4,17%) und *Schleichera oleosa* (3,96%) sowie die Lianenart *Porana volubilis* (2,71%). Letztere drei trugen bereits jeweils weniger als 5% zum Nahrungsbudget bei, wodurch nochmals deutlich wird, dass die Languren nur wenige Arten intensiv nutzten. *Ficus microcarpa*, *Acacia leucophloea* und *Porana volubilis* lieferten vor allem junge Blätter (77,78%, 92,60% bzw. 64,20% der verzehrten Komponenten), von *Kleinhovia hospita* nahm Gruppe A hauptsächlich die Stiele junger Blätter (70,11% der Bestandteile), von *Schleichera oleosa* die Früchte (64,98% aller Teile) zu sich. Letztere maßen im Durchmesser ca. 1,5 cm (Gewicht: ca. 1,7 g), wurden aber stets ohne das relativ harte, ca. 2 mm dicke Perikarp, das die Languren geschickt mit den Zähnen entfernten, gefressen. Die Tiere nahmen nur reife Früchte zu sich, deren Samen von einem süßlich schmeckenden, saftigen Fleisch umgeben waren.

Sieben der zehn wichtigsten Arten von Gruppe A gehörten auch zu den zehn wichtigsten Futterpflanzen von Gruppe B. Da sie die Früchte hinsichtlich der Bestandteile und des Reifegrads auf die selbe Weise zu sich nahm wie Gruppe A, wird bei den bereits erwähnten Spezies auf eine detaillierte Beschreibung verzichtet. Wie für Gruppe A, nur in umgekehrter Reihenfolge, stellten *Phyllanthus emblica* und *Streblus asper* für Gruppe B sowohl die zwei bedeutendsten Arten als auch die jeweils wichtigste Frucht- bzw. Blattquelle dar. Mit 10,16% kamen die meisten INAE auf *Streblus asper*; 89,58% davon wiederum entfielen auf den Verzehr junger Blätter. *Phyllanthus emblica* bzw. deren Früchte, die 99,38% aller von ihr genutzten Bestandteile ausmachten, wurde mit 9,92% aller INAE am zweithäufigsten gefressen. An dritter Stelle rangierte bei Gruppe B die auch in ihrem Wohngebiet dominanteste Baumart *Grewia koordersiana* (9,69% der Gesamtdiät), Platz vier belegte mit 9,04% die Strauchart *Lantana camara*.

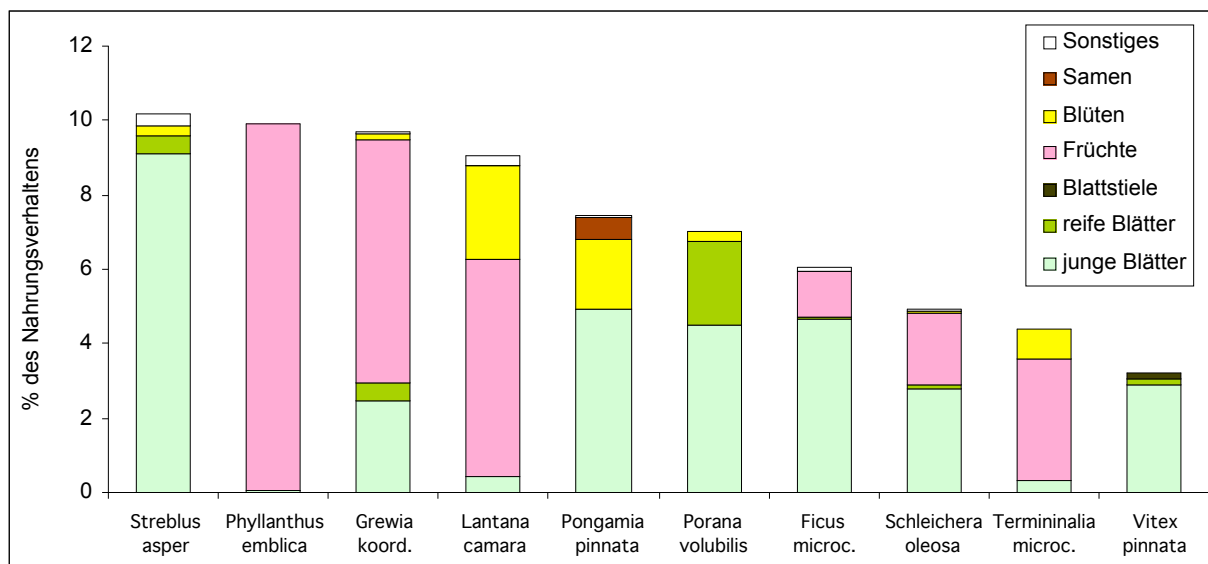


Abb. 4.12: Die zehn am häufigsten von Gruppe B genutzten Futterpflanzenarten und deren Bestandteile.

Tab. 4.15: Anteil der zehn am häufigsten von Gruppe B genutzten Futterpflanzenarten und ihrer Teile am jeweiligen Gesamtnahrungsverhalten. Legende s. Tab. 4.14.

Art	Familie	W	Alle Teile		Blätter		Blüten		Früchte		Samen		IP-KV R
			R	% des N.v.	R	% der Foliv.	R	% der Floriv.	R	% der Frugi.	R	% der Grani.	
<i>Streblus asper</i>	Moraceae	B	1	10,16	1	17,30	8	2,91	-	0,00	-	0,00	7
<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	B	2	9,92	31	0,11	-	0,00	1	29,51	-	0,00	15
<i>Grewia koordersiana</i>	Tiliaceae	B	3	9,69	7	5,28	9	1,69	2	19,63	-	0,00	1
<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	S	4	9,04	18	0,77	1	30,27	3	17,44	-	0,00	-
<i>Pongamia pinnata</i>	Fabaceae	B	5	7,43	4	8,83	2	22,52	-	0,00	1	50,85	-
<i>Porana volubilis</i>	Convolvulaceae	L	6	7,03	2	12,17	7	3,15	-	0,00	-	0,00	-
<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	B	7	6,07	5	8,50	-	0,00	6	3,66	-	0,00	8
<i>Sleichera oleosa</i>	Sapindaceae	B	8	4,91	8	5,20	12	0,48	5	5,79	4	1,69	6
<i>Terminalia microcarpa</i>	Combretaceae	B	9	4,38	21	0,59	4	9,44	4	9,76	-	0,00	14
<i>Vitex pinnata</i>	Verbenaceae	B	10	3,24	6	5,79	13	0,24	-	0,00	-	0,00	4

Beide Spezies waren wie für A der zweit- bzw. dritt wichtigste Frucht-, *Lantana camara* zudem wiederum der bedeutendste Blütenlieferant (G.k.: 19,63% der Frugivorie; L.c.: 17,44% der Frugivorie und 30,27% der Florivorie). Den zweithöchsten Anteil an der Blütenaufnahme stellte mit 22,52% *Pongamia pinnata*, die im Gesamtnahrungsbudget der Languren von Gruppe B den fünften Rang einnahm. Der von dieser Baumart am häufigsten verzehrte Pflanzenteil waren allerdings nicht Blüten (25,48%), sondern junge Blätter (66,03% der Bestandteile). Für die Ernährung von Gruppe B spielte des weiteren die am sechsthäufigsten konsumierte Lianenart *Porana volubilis* eine Rolle, worauf 12,17% der Folivorie entfielen und sie damit nach *Streblus asper* die zweitwichtigste Blätterquelle darstellte. *Ficus microcarpa* rangierte in der Gesamtdiät auf Platz sieben (6,07% aller INAE) und lieferte v.a. junge Blätter (76,85% der Bestandteile), *Schleichera oleosa* lag auf Platz acht (4,91%) und stellte neben jungen Blättern (56,43%) auch vergleichsweise viele Früchte (39,42%). Von der neuntwichtigsten Spezies *Terminalia microcarpa* (4,38%) nahmen die Languren zu 74,42% Früchte (Durchmesser: ca. 1,5 cm; Gewicht: ca. 1,1 g) auf (welche unreif und ohne Samen konsumiert wurden), während die mit 3,24% aller INAE auf Platz zehn zu findende Art *Vitex pinnata* wieder nahezu ausschließlich, d.h. zu 89,94% als Quelle junger Blätter genutzt wurde. Wie bei A trugen die letzten drei Spezies je weniger als 5% zur Gesamtnahrung bei.

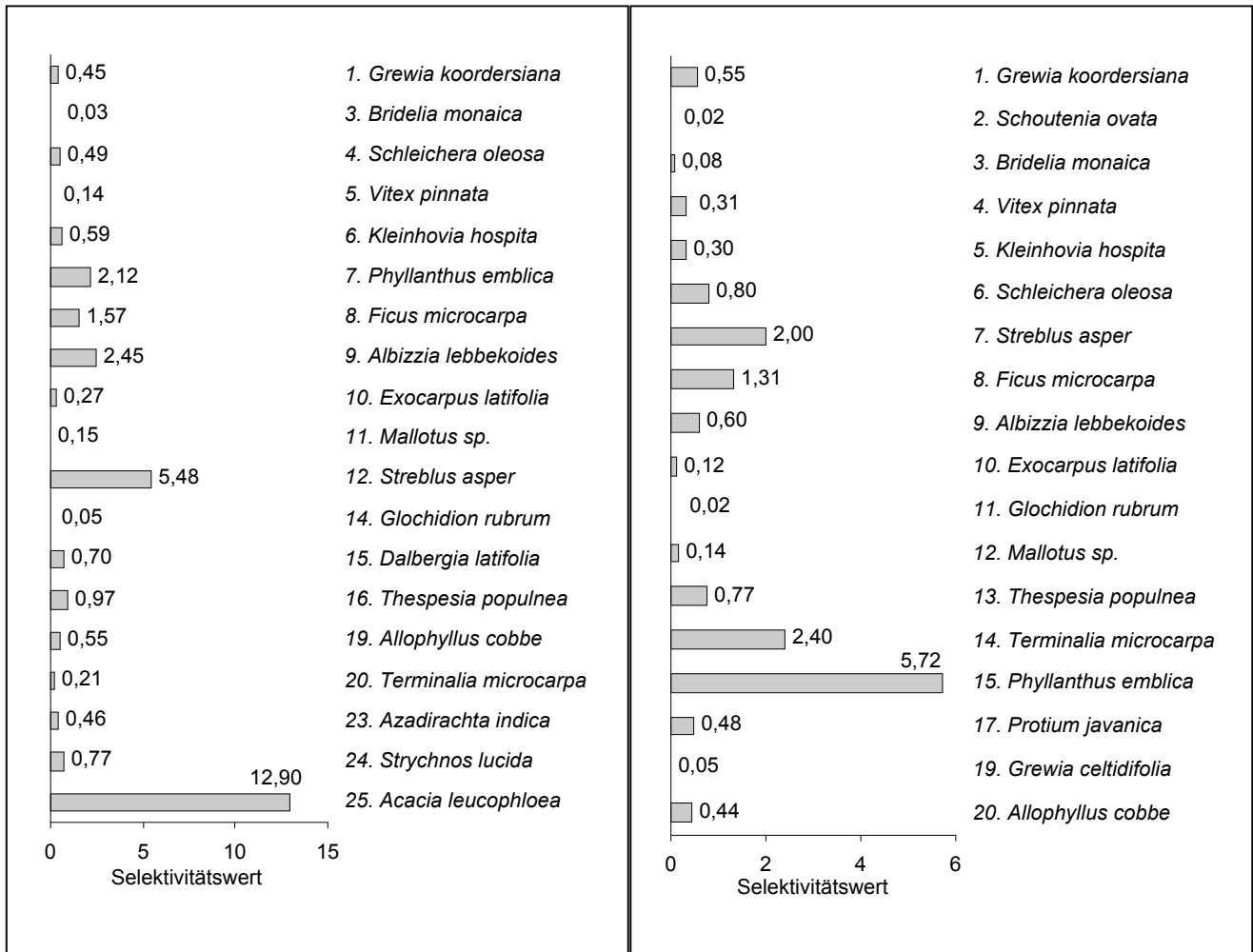
#### 4.3.3.2.3 Selektivitätswerte

Der prozentuale Anteil an der Gesamtnahrungsaufnahme allein sagt noch nichts darüber aus, ob eine bestimmte Futterpflanzenart bevorzugt gefressen bzw. gemieden wurde. Dazu muß der Selektivitätswert (SW) herangezogen werden, der neben der Nutzungshäufigkeit einer Art auch deren Stellung im Gesamtgefüge berücksichtigt.

In Abbildung 4.13 sind die Selektionsquotienten derjenigen Baumarten aufgelistet, die sowohl in den entsprechenden botanischen 'Plots' enthalten als auch von den Languren gefressen wurden. Die vor jeder Spezies aufgeführte Nummer gibt deren IP-KV-Rangplatz (im jeweiligen Wohngebiet) wieder.

Gruppe A zeigte eine starke Bevorzugung für *Acacia leucophloea*. Die ihrem 'Importance Percentage' nach unbedeutendste Baumart in Wohngebiet A wurde 12,90 mal häufiger gefressen als nach ihrer Verfügbarkeit zu erwarten gewesen wäre. Auch *Streblus asper* (IP-KV-Rang 12) war eine sehr begehrte Art, für die 5,48 mal mehr Freßzeit aufgewandt wurde als erwartet. Des weiteren wurden *Phyllanthus emblica* (Rang 7, SW: 2,12), *Ficus microcarpa* (Rang 8, SW: 1,57) und *Albizzia lebbekoides* (Rang 9, SW: 2,45) selektiert. Die fünf bevorzugten Arten gehörten zu den zehn am häufigsten genutzten Spezies. Die anderen der zehn wichtigsten Futterpflanzen, *Grewia koordersiana* (Rang 1), *Schleichera oleosa* (Rang 4) und *Kleinhovia hospita* (Rang 6) dagegen wurden mit einem Quotienten von 0,45, 0,49 und 0,59 nur ca. halb so oft wie zu erwarten genutzt; ihre Bedeutung als Nahrungsquelle beruhte demnach auf ihrer Dominanz im Habitat.

Die restlichen Baumarten lagen mit Ausnahme von *Thespesia populnea*, deren Selektivitätswert nahezu 1 betrug (0,97), ebenfalls unter dem Erwartungswert. Den geringsten Quotienten (0,03) erreichte die im Wohngebiet dritt wichtigste Spezies *Bridelia monaica*: Sie wurde 33,33mal weniger gefressen als erwartet.



a) Gruppe A

b) Gruppe B

Abb. 4.13: Selektivitätswerte der von Gruppe A bzw. B genutzten 'Plot'-Baumarten in der Reihenfolge ihres im jeweiligen Wohngebiet ermittelten IP-KV.

Die begehrteste Futterpflanze von Gruppe B war mit einem Selektivitätswert von 5,72 die ihrem IP-KV nach auf Rang 15 liegende Art *Phyllanthus emblica*. Sie, sowie die drei weiteren bevorzugt gewählten Spezies *Terminalia microcarpa* (SW: 2,40; IP-KV-Rang 14), *Streblus asper* (SW: 2,00; Rang 7) und *Ficus microcarpa* (SW: 1,31; Rang 8) gehörten zu den zehn wichtigsten Nahrungsquellen. Weitere 'Top Ten' - Arten, für die der Selektionsquotient berechnet werden konnte, wurden dagegen nicht bevorzugt, sondern sogar weniger als ihrer Verfügbarkeit nach zu erwarten gefressen. Dabei handelte es sich um die dominanteste Baumart im Gebiet, *Grewia koordersiana*, deren SW 0,55 betrug, die viertwichtigste Art *Vitex pinnata* mit einem SW von 0,31 und die sechstrangige *Schleichera oleosa* mit einem SW von 0,80. Die hohen Anteile dieser drei Spezies am Gesamtnah-

rungsbudget sind also wieder auf ihre hohen Importanzwerte, und nicht auf eine bevorzugte Nutzung durch die Languren zurückzuführen. Die Selektionsquotienten der restlichen Baumarten lagen ebenfalls unter 1. Vor allem die geringen Werte der den Wald prägenden, zweit- und drittrangigen Spezies *Schoutenia ovata* (SW: 0,02) und *Bridelia monaica* (0,08) machen deutlich, dass sie aus Sicht der Languren unnötig weit verbreitet waren.

Die dargestellten Selektivitätswerte geben zwar einen Anhaltspunkt dafür, welche Futterpflanzenarten übers Jahr gesehen besonders intensiv ausgewählt wurden, doch berücksichtigen sie nicht die Phänologie der einzelnen Spezies. So können manche Baumarten bzw. gewisse Bestandteile davon ja nur dann selektiert werden, wenn sie zur Verfügung stehen. So ist z.B. *Grewia koordersiana* für einige Wochen im Jahr völlig kahl, trägt also weder vegetative noch reproduktive Teile und kann während dieser Zeit nicht genutzt werden. In die Jahresbilanz gehen damit auch die Monate mit ein, in denen sie nichts zur Ernährung der Languren beitrug, obwohl sie evtl. zu bestimmten Zeiten sehr intensiv gefressen wurde. Der auf Jahresbasis berechnete Selektivitätswert kann demnach also saisonale Präferenzen maskieren. Für saisonal austreibende bzw. reproduzierende Arten wurde daher ein *saisonaler* Selektivitätswert (SSW) berechnet, der darüber Aufschluß gibt, ob bestimmte Bestandteile einer Futterpflanze in der Zeit, in der sie zur Verfügung standen, bevorzugt wurden. Dazu wurde im Zähler der Formel (s. Methoden 4.3.2) der prozentuale Anteil am jeweils im Zeitraum der Verfügbarkeit gemessenen Gesamtnahrungsverhalten eingesetzt, der auf die Nutzung des jeweiligen Pflanzenteiles entfiel. Der saisonale Selektivitätswert wurde allerdings nur für diejenigen saisonal produzierten Bestandteile ermittelt, die, solange sie zur Verfügung standen, auch mindestens fünfmal gefressen wurden. So nutzte Gruppe A z.B. von *Dalbergia latifolia* zwar auch junge Blätter (s. Nahrungsliste), doch konnte dies im *gesamten* Untersuchungszeitraum nur dreimal beobachtet werden, so dass es nicht sinnvoll erschien, hierfür einen saisonalen Selektivitätswert zu bestimmen. Die Ergebnisse sind den Tabellen 4.16 und 4.17 zu entnehmen.

Gruppe A zeigte eine hohe Präferenz für *Albizzia lebbekoides* - Samen (IP-KV-Rang 9). Die Languren verbanden darauf im Juli und August 1999 8,09mal mehr Freßzeit als man der Bedeutung der Spezies im Habitat nach erwarten würde. Auch ihre Früchte wurden im Zeitraum der Verfügbarkeit mehr als doppelt so häufig gefressen wie erwartet (SSW: 2,35). Besonders intensiv bevorzugt wurden zudem mit einem SSW von 7,21 die Früchte von *Allophylus cobbe* (Rang 19) und die Blüten von *Strychnos lucida* (Rang 24, SSW: 3,36). Weitere beliebte Fruchtquellen waren außerdem *Schleichera oleosa* (Rang 4; SSW: 1,81) und *Grewia koordersiana* (Rang 1, SSW: 1,58).

Tab. 4.16: Saisonale Selektivitätswerte von Gruppe A. R: Rangplatz (nach IP-KV) der Pflanzenart im Wohngebiet A, % N.v.: prozentualer Anteil des verzehrten Bestandteiles am Gesamtnahrungsbudget im Zeitraum der Verfügbarkeit, IP-KV: 'Importance Percentage' nach Kronenvolumen, SSW: saisonaler Selektivitätswert.

R	Art	Teil	Verfügbarkeit	% N.v.	IP-KV	SSW
1	<i>Grewia koordersiana</i>	Früchte	Jan 00 - Mrz 00	32,14	20,34	1,58
3	<i>Bridelia monaica</i>	Früchte	Apr 00 - Jun 00	0,93	9,77	0,10
4	<i>Schleichera oleosa</i>	Früchte	Okt 99 - Dez 99	14,37	7,96	1,81
5	<i>Vitex pinnata</i>	junge Blätter	Nov 99 - Jun 00	1,40	7,93	0,18
9	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Früchte	Apr 00 - Jun 00	8,97	3,82	2,35
9	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Samen	Jul 99/Aug 99	30,90	3,82	8,09
11	<i>Mallotus sp.</i>	Blüten	Jul 99 - Dez 99	0,62	2,25	0,28
14	<i>Glochidion rubrum</i>	Blüten	Nov 99 - Mrz 00	0,27	1,62	0,17
15	<i>Dalbergia latifolia</i>	Blüten	Jul 99 - Okt 99, Jan 00 - Jun 00	0,49/1,31	1,29	0,38/1,02
19	<i>Allophylus cobbe</i>	Früchte	Ende Feb/Anfang Mrz 00	7,07	0,98	7,21
23	<i>Azadirachta indica</i>	Früchte	Okt 99 - Feb 00	0,31	0,50	0,62
24	<i>Strychnos lucida</i>	Blüten	Nov 99	1,68	0,50	3,36

Auch Gruppe B nutzte das Angebot an *Allophylus cobbe* - Früchten (IP-KV-Rang 20) Ende Februar 2000 besonders intensiv. 5,15mal häufiger als erwartet widmeten sich die Languren der Aufnahme dieses Pflanzenteils. Die von *Terminalia microcarpa* (Rang 14) von Januar bis April 2000 produzierten Früchte wurden mit einem SSW von 4,55 ebenfalls noch verhältnismäßig stark selektiert, eine leichte Bevorzugung (SSW: 1,29) bestand für die von Oktober bis Dezember 1999 vorhandenen *Schleichera oleosa* - Früchte (Rang 6).

Tab. 4.17: Saisonale Selektivitätswerte von Gruppe B. Legende s. Tab. 4.16.

R	Art	Teil	Verfügbarkeit	% N.v.	IP-KV	SSW
1	<i>Grewia koordersiana</i>	Früchte	Jan 00 - Mrz 00	19,27	17,50	1,10
1	<i>Grewia koordersiana</i>	junge Blätter	Nov 99 - Mai 00	2,83	17,50	0,16
2	<i>Schoutenia ovata</i>	Blüten	Feb 00	3,37	11,99	0,28
3	<i>Bridelia monaica</i>	Früchte	Apr 00 - Jun 00	2,75	11,94	0,23
4	<i>Vitex pinnata</i>	junge Blätter	Nov 99 - Jun 00	3,85	10,51	0,37
6	<i>Schleichera oleosa</i>	Früchte	Okt 99 - Dez 99	7,90	6,10	1,29
9	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Blüten	Feb 00 - Apr 00	0,39	3,70	0,10
9	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Früchte	Apr 00 - Jun 00	2,45	3,70	0,66
9	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Samen	Jun 00	2,40	3,70	0,65
11	<i>Glochidion rubrum</i>	Früchte	Jun 00	0,51	3,33	0,15
12	<i>Mallotus sp.</i>	Blüten	Aug 99 - Dez 99	0,21	2,29	0,09
14	<i>Terminalia microcarpa</i>	Blüten	Nov 99 - Apr 00	1,31	1,83	0,72
14	<i>Terminalia microcarpa</i>	Früchte	Jan 00 - Apr 00	8,32	1,83	4,55
20	<i>Allophylus cobbe</i>	Früchte	Ende Feb/Anfang Mrz 00	3,86	0,75	5,15

### 4.3.3.3 Monatliche Variation in der Ernährung

#### 4.3.3.3.1 Zusammensetzung

Zwischen den Beobachtungsmonaten waren deutliche Unterschiede im Nahrungsspektrum der Languren zu finden. Betrachtet man die prozentualen Anteile der verschiedenen Komponenten an der monatlichen Gesamtdiät (Abb. 4.14), so zeigten beide Gruppen signifikante Variationen in der Zusammensetzung ihres Nahrungsbudgets (Gruppe A:  $\text{CHI}^2 = 4944,11$ ;  $\text{FG} = 66$ ;  $p < 0,0001$ ; Gruppe B:  $\text{CHI}^2 = 2930,89$ ;  $\text{FG} = 60$ ;  $p < 0,0001$ ). Die jeweils fünf am häufigsten gefressenen Pflanzenarten sind in Tabelle 4.18 und 4.19 aufgelistet. Wurden mehrere Bestandteile einer Futterpflanze genutzt, so ist das davon am meisten ( $\geq 66\%$ ) konsumierte durch Fettdruck hervorgehoben. Neben dem relativen Anteil am Gesamtnahrungsverhalten wird zudem angeführt, wieviel Prozent eine Futterpflanze jeweils zum monatlichen Blatt-, Blüten-, Frucht- und Samenkonsum beitrug.

#### Blattwerk

Junge Blätter wurden v.a. in der Trockenzeit und zu Beginn der Regenzeit sehr intensiv gefressen (Abb. 4.14). Verglichen mit dem Jahreswert von 33,32% (s. 4.3.3.1) lag ihr Anteil bei Gruppe A in den Monaten von August bis November 1999 überdurchschnittlich hoch (August: 38,32%; September: 72,68%; Oktober: 57,52%; November: 51,91%), des weiteren im Juni 2000 (71,22% am Gesamtbudget). Während im August hauptsächlich *Acacia leucophloea* - Blätter verspeist wurden (35,29% der Folivorie, s. Tab. 4.18), spielte in den anderen Monaten *Streblus asper* die wichtigste Rolle als Lieferant junger Blätter. Gruppe B nahm ebenfalls von August bis November 1999 sehr viele junge Blätter zu sich (August: 71,25%; September: 95,68%; Oktober: 88,05%; November: 53,95%; Jahreswert: 40,93%, s. 4.3.3.1), außerdem im März 2000 (44,67%). Diese stammten wie bei Gruppe A meist zum größten Teil von *Streblus asper*. Im August allerdings wurde vor allem *Pongamia pinnata* gefressen (30,79% der Folivorie, s. Tab. 4.19) und im November waren die jungen Blätter von *Grewia koordersiana* (23,10%) und *Vitex pinnata* (nahezu<sup>1</sup> 19,01%) sehr begehrt. Das Maximum der Aufnahme an jungen Blättern lag bei beiden Gruppen im September 1999, das Minimum im Dezember 1999 (Gruppe A: 1,57%; Gruppe B: 3,38%).

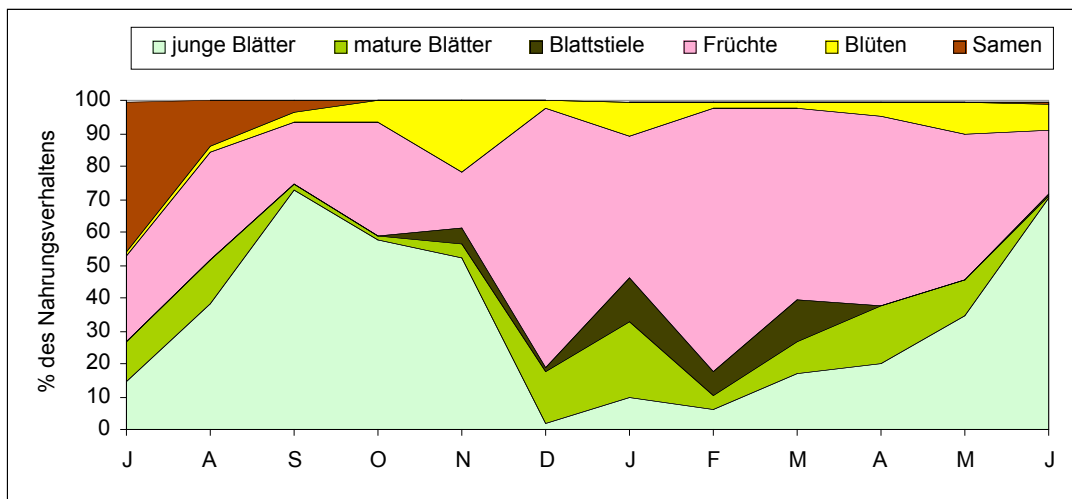
Mature Blätter, in erster Linie von *Kleinhovia hospita* und *Grewia koordersiana* (s. Tab. 4.18), spielten in der Ernährung von Gruppe A hauptsächlich im Januar 2000 eine nennenswerte Rolle, worauf nahezu ein Viertel (22,75%) der INAE entfiel (Abb. 4.14a). Für Gruppe B stellte dieses Pflanzenteil bereits im Dezember 1999 eine wichtige Nahrungskomponente dar, die mehr als die Hälfte (52,48%) aller in diesem Monat verzehrten Bestandteile ausmachte (Abb. 4.14b). Sie wurden vor allem von der Liane *Porana volubilis* genommen, außerdem von *Meyna grisera* (Tab. 4.20). Weitere relativ hohe Anteile am Gesamtbudget erreichten mature Blätter bei Gruppe B mit 20,55% bzw. 25,96% im Januar und April 2000. Von den in diesen beiden Monaten jeweils fünf

<sup>1</sup> 'Nahezu' deshalb, weil von *Vitex pinnata* in diesem Monat außer jungen Blättern auch mature Blätter und Blattstiele gefressen wurden, die in die Berechnung des Anteils von *Vitex pinnata* an der monatlichen Folivorie mit eingingen.

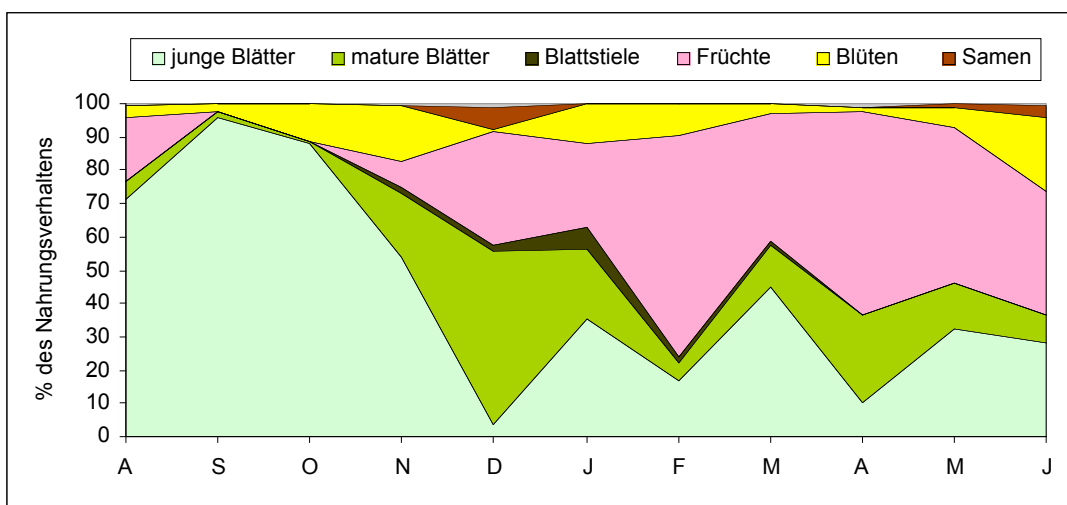
wichtigsten Futterpflanzen lieferten im Januar drei, d.h. *Grewia koordersiana*, *Porana volubilis* und *Ficus microcarpa*, im April nur eine (*Meyna grisera*) diese Nahrungskomponente.

Bei beiden Gruppen zeigte sich eine negative Korrelation zwischen der Nutzung von jungen und murenen Blättern (SPEARMAN-Rangkorrelation: Gruppe A:  $n = 12$ ;  $r_s = -0,6434$ ;  $p = 0,0240$ ; Gruppe B:  $n = 11$ ;  $r_s = -0,7182$ ;  $p = 0,0128$ ), d.h. war der Anteil an jungen Blättern hoch, wurden wenig reife Blätter gefressen.

Blattstiele von *Kleinhovia hospita* stellten v.a. im Januar 2000, für Gruppe A zudem in den zwei darauffolgenden Monaten, eine Bereicherung der Nahrungspalette der Languren dar und trugen je 7,02% (Gruppe B) bzw. 13,40% (Gruppe A, Januar 2000), 7,40% (Februar 2000) und 12,65% (März 2000) zur Gesamtdiät bei.



a) Gruppe A



b) Gruppe B

Abb. 4.14: Monatliche Variation in der prozentualen Zusammensetzung des Nahrungsbudgets.



Tab. 4.18: Die von Gruppe A fünf am häufigsten genutzten Futterarten pro Monat. Teile: Blü: Blüten, Bs: Blattstiele, F: Früchte, jB: junge Blätter, mB: mature Blätter, S: Samen, T: Triebe. Des Weiteren ist der prozentuale Anteil der jeweils genutzten Art an der monatlichen Folivorie (%Fol.), Florivorie (%Flo.), Frugivorie (%Fru.), Granivorie (%Gran.) und dem Gesamtnahrungsverhalten (%N.v.) sowie - in der letzten Spalte - der aufsummierte prozentuale Anteil aller fünf Arten am monatlichen Gesamtbudget (T %N.v.) angegeben.

Monat	Art	Familie	Teile	%Fol.	%Flo.	%Fru.	%Gran.	% N.v.	T %N.v.
Jul 99	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Mimosaceae	S	-	-	-	100,00	46,48	
	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	jB, Blü, F	5,23	57,14	76,79	-	22,38	
	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	jB, mB, F	38,37	-	0,60	-	10,95	
	<i>Acacia leucophloea</i>	Mimosaceae	jB, F	7,56	-	15,48	-	6,10	
	<i>Barleria prionitis</i>	Acanthaceae	mB, F	3,49	-	5,95	-	2,97	<b>88,89</b>
Aug 99	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	jB, F	2,94	-	93,85	-	32,32	
	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Mimosaceae	jB, S	14,38	-	-	100,00	21,55	
	<i>Acacia leucophloea</i>	Mimosaceae	jB	35,29	-	-	-	18,18	
	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	jB, mB, F	11,44	-	4,62	-	8,59	
	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	jB	8,50	-	-	-	4,38	<b>85,02</b>
Sep 99	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	jB, Blü, F	45,90	5,56	4,72	-	35,78	
	<i>Acacia leucophloea</i>	Mimosaceae	jB	29,27	-	-	-	21,82	
	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	86,79	-	16,06	
	<i>Schleichera oleosa</i>	Sapindaceae	jB, Blü, S	1,64	33,33	-	95,00	5,58	
	<i>Flacourtia indica</i>	Flacourtiaceae	jB	6,32	-	-	-	4,71	<b>83,94</b>
Okt 99	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	jB, mB, Blü	41,49	18,52	-	-	26,97	
	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	59,72	-	20,53	
	<i>Acacia leucophloea</i>	Mimosaceae	jB	22,41	-	-	-	12,89	
	<i>Ficus glabella</i>	Moraceae	F	-	-	35,42	-	12,17	
	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	jB	10,37	-	-	-	6,44	<b>79,00</b>
Nov 99	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	jB, F	28,44	-	1,61	-	18,16	
	<i>Schleichera oleosa</i>	Sapindaceae	jB, F	14,22	-	32,26	-	14,53	
	<i>Acacia leucophloea</i>	Mimosaceae	jB	14,22	-	-	-	8,94	
	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	jB, mB, F	1,78	-	27,42	-	6,42	
	<i>Crataeva odorata</i>	Capparidaceae	Blü	-	26,58	-	-	5,87	<b>53,91</b>
Dez 99	<i>Schleichera oleosa</i>	Sapindaceae	F	-	-	47,85	-	38,36	
	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Blü, F	-	12,50	24,09	-	20,11	
	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	20,13	-	16,14	
	<i>Capparis sepiaria</i>	Capparidaceae	T, F	-	-	2,64	-	2,38	
	<i>Exocarpus latifolia</i>	Santalaceae	mB	12,68	-	-	-	2,38	<b>79,37</b>
Jan 00	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Blü, F	-	5,08	55,92	-	25,13	
	<i>Kleinhovia hospita</i>	Sterculiaceae	jB, mB, Bs	33,46	-	-	-	15,51	
	<i>Grewia koordersiana</i>	Tiliaceae	jB, mB, Blü, F	15,00	3,39	11,84	-	12,83	
	<i>Antidesma ghesambilla</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	13,47	-	5,88	
	<i>Dalbergia latifolia</i>	Fabaceae	Blü	-	45,76	-	-	4,81	<b>64,17</b>
Feb 00	<i>Grewia koordersiana</i>	Tiliaceae	jB, mB, F	4,35	-	81,00	-	66,10	
	<i>Ficus glabella</i>	Moraceae	F	-	-	11,40	-	9,14	
	<i>Kleinhovia hospita</i>	Sterculiaceae	Bs, Blü	42,39	18,18	-	-	7,81	
	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	4,28	-	3,43	
	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	jB	15,22	-	-	-	2,67	<b>89,14</b>
Mrz 00	<i>Grewia koordersiana</i>	Tiliaceae	jB, mB, F	4,50	-	48,81	-	30,06	
	<i>Kleinhovia hospita</i>	Sterculiaceae	mB, Bs, Blü, F	31,00	22,22	-	-	12,77	
	<i>Ficus glabella</i>	Moraceae	F	-	-	20,48	-	11,79	
	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	jB, F	14,50	-	2,39	-	7,47	
	<i>Allophylus cobbe</i>	Sapindaceae	F	-	-	12,29	-	7,07	<b>69,16</b>
Apr 00	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Blü, F	-	4,00	67,98	-	39,65	
	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	jB, F	25,12	-	1,21	-	11,05	
	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	15,41	-	8,95	
	<i>Kleinhovia hospita</i>	Sterculiaceae	mB, F	3,72	-	4,83	-	4,21	
	<i>Derris sp.</i>	Fabaceae	F	-	-	6,65	-	3,86	<b>67,72</b>
Mai 00	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Mimosaceae	F	-	-	55,56	-	24,43	
	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	jB	29,02	-	-	-	13,22	
	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	jB	26,81	-	-	-	12,21	
	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	23,86	-	10,49	
	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Blü, F	-	44,78	4,90	-	7,90	<b>68,25</b>
Jun 00	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	jB	52,29	-	-	-	37,52	
	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	jB, Blü, F	1,46	1,92	65,41	-	14,20	
	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Blü, F	-	84,62	0,75	-	6,73	
	<i>Porana volubilis</i>	Convolvulaceae	jB	9,17	-	-	-	6,58	
	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	jB	8,33	-	-	-	5,98	<b>71,00</b>

Tab. 4.19: Die von Gruppe B fünf am häufigsten genutzten Futterarten pro Monat. Legende s. Tab. 4.18.

Monat	Art	Familie	Teile	%Fol.	%Flo.	%Fru.	%Gran.	% N.v.	T% N.v.
Aug 99	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	jB, mB, Blü	26,82	46,67	-	-	24,56	
	<i>Pongamia pinnata</i>	Fabaceae	jB, Blü	30,79	6,67	-	-	23,56	
	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	79,73	-	14,79	
	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Mimosaceae	jB	15,56	-	-	-	11,78	
	<i>Schleichera oleosa</i>	Sapindaceae	jB	11,59	-	-	-	8,77	<b>83,46</b>
Sep 99	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	jB, Blü	37,57	62,50	-	-	40,00	
	<i>Pongamia pinnata</i>	Fabaceae	jB	18,64	-	-	-	18,53	
	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	jB	15,38	-	-	-	15,29	
	<i>Schleichera oleosa</i>	Sapindaceae	jB	6,80	-	-	-	6,76	
	<i>Protium javanica</i>	Burseraceae	jB	4,44	-	-	-	4,41	<b>85,00</b>
Okt 99	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	jB	31,59	-	-	-	32,13	
	<i>Schleichera oleosa</i>	Sapindaceae	jB, mB, Blü	16,48	4,35	-	-	17,73	
	<i>Pongamia pinnata</i>	Fabaceae	Blü	-	82,61	-	-	10,80	
	<i>Grewia koordersiana</i>	Tiliaceae	jB	7,42	-	-	-	7,48	
	<i>Porana volubilis</i>	Convolvulaceae	jB	6,87	-	-	-	6,93	<b>75,07</b>
Nov 99	<i>Grewia koordersiana</i>	Tiliaceae	jB	23,10	-	-	-	19,36	
	<i>Vitex pinnata</i>	Verbenaceae	jB, mB, Bs	19,01	-	-	-	15,93	
	<i>Porana volubilis</i>	Convolvulaceae	jB, mB	9,94	-	-	-	8,33	
	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Blü, F	-	37,84	13,89	-	8,33	
	<i>Uvaria rufa</i>	Annonaceae	jB, mB, Blü	2,05	24,32	-	-	6,13	<b>58,09</b>
Dez 99	<i>Schleichera oleosa</i>	Sapindaceae	F	-	-	42,31	-	18,08	
	<i>Porana volubilis</i>	Convolvulaceae	jB, mB	27,06	-	-	-	16,20	
	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	F	-	-	21,43	-	9,15	
	<i>Meyna grisera</i>	Rubiaceae	mB	14,90	-	-	-	8,92	
	<i>Pongamia pinnata</i>	Fabaceae	S	-	-	-	100,00	7,04	<b>59,39</b>
Jan 00	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Blü, F	-	28,26	53,00	-	17,18	
	<i>Grewia koordersiana</i>	Tiliaceae	jB, mB, Blü, F	9,52	2,17	37,00	-	16,15	
	<i>Porana volubilis</i>	Convolvulaceae	jB, mB	21,03	-	-	-	13,59	
	<i>Kleinhovia hospita</i>	Sterculiaceae	Bs	11,11	-	-	-	7,18	
	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	jB, mB	10,32	-	-	-	6,67	<b>60,77</b>
Feb 00	<i>Grewia koordersiana</i>	Tiliaceae	jB, mB, F	2,00	7,32	76,73	-	52,05	
	<i>Vitex pinnata</i>	Verbenaceae	jB, mB	26,00	-	-	-	6,27	
	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Blü, F	-	17,07	4,73	-	5,54	
	<i>Allophylus cobbe</i>	Sapindaceae	F	-	-	5,82	-	3,86	
	<i>Porana volubilis</i>	Convolvulaceae	jB, mB	15,00	-	-	-	3,61	<b>71,33</b>
Mrz 00	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Blü, F	-	81,25	27,75	-	13,79	
	<i>Terminalia microcarpa</i>	Combretaceae	F	-	-	27,27	-	10,48	
	<i>Streblus asper</i>	Moraceae	jB	17,61	-	-	-	10,29	
	<i>Acacia sp.</i>	Mimosaceae	jB	13,52	-	-	-	7,90	
	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	20,10	-	7,72	<b>50,18</b>
Apr 00	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	28,86	-	18,17	
	<i>Terminalia microcarpa</i>	Combretaceae	F	-	-	24,57	-	15,47	
	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	F	-	-	20,29	-	12,77	
	<i>Meyna grisera</i>	Rubiaceae	mB	23,67	-	-	-	8,81	
	<i>Albizzia lebbekoides</i>	Mimosaceae	F	-	-	11,14	-	7,01	<b>62,23</b>
Mai 00	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	62,07	-	29,71	
	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	jB	40,53	-	-	-	18,85	
	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Blü, F	-	7,14	12,93	-	6,76	
	<i>Bridelia monaica</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	12,93	-	6,15	
	<i>Porana volubilis</i>	Convolvulaceae	jB, mB, Blü	9,69	28,57	-	-	6,15	<b>67,62</b>
Jun 00	<i>Phyllanthus emblica</i>	Euphorbiaceae	F	-	-	61,68	-	22,60	
	<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae	Blü, F	-	47,69	7,94	-	13,87	
	<i>Pongamia pinnata</i>	Fabaceae	jB, Blü	2,86	41,54	-	-	10,27	
	<i>Ficus microcarpa</i>	Moraceae	jB, F	9,52	-	15,89	-	9,59	
	<i>Porana volubilis</i>	Convolvulaceae	jB, mB, Blü	23,33	3,85	-	-	9,25	<b>65,58</b>

## Früchte

Betrachtet man den Jahresverlauf des Fruchtanteils in der Nahrung der Languren (Abb. 4.14), so fallen drei Aspekte besonders ins Auge:

Zum einen lag sein Anteil bei beiden Gruppen in der zweiten Beobachtungshälfte, d.h. ab Dezember 1999, wesentlich höher als in den vorangegangenen Monaten. Dieser Anstieg ging mit einer Reduktion des Anteils junger Blätter in der Nahrung einher; je mehr Früchte also verzehrt wurden, desto weniger junge Blätter nahmen die Languren zu sich (SPEARMAN-Rangkorrelation: Gruppe A:  $n = 12$ ;  $r_s = -0,7483$ ;  $p = 0,0051$ ; Gruppe B:  $n = 11$ ;  $r_s = -0,7882$ ;  $p = 0,0040$ ).

Zweitens sind bei jeder Gruppe vor allem zwei auffällige 'Peaks' im Fruchtkonsum zu verzeichnen. Diese lagen bei Gruppe A mit 79,11% bzw. 79,89% im Dezember 1999 und Februar 2000, bei Gruppe B ebenfalls im Februar (66,11%) und im April 2000 (61,40%). Für beide Gruppen war *Grewia koordersiana* im Februar die Fruchtquelle, wovon nahezu alle in diesem Monat verzehrten Früchte genommen wurden (Gruppe A: 81,00% der Frugivorie, s. Tab. 4.18; Gruppe B: 76,73% der Frugivorie, Tab. 4.19). Im jeweils zweiten Monat fraß Gruppe A hauptsächlich *Schleichera oleosa* (47,85% der Frugivorie), außerdem *Lantana camara* (24,09%) und *Phyllanthus emblica* (20,13%), Gruppe B ebenfalls *Phyllanthus emblica* (28,86%) und *Lantana camara* (20,29%) sowie *Terminalia microcarpa* (24,57%).

Drittens nahm Gruppe B im September und Oktober 1999 überhaupt keine Früchte zu sich. Gruppe A dagegen ernährte sich davon in den beiden Monaten zu je 18,56% und 34,95%. Dabei spielte *Phyllanthus emblica* eine sehr wichtige Rolle, die im September 86,79% und im Oktober 59,72% der Frugivorie von Gruppe A ausmachte (Tab. 4.18). Wie in Kap. 3.3 (Abschnitt Phänologie) erläutert wurde, stellten zu dieser Jahreszeit nur wenige Pflanzenarten Früchte zur Verfügung, darunter *Phyllanthus emblica*. Die ganzjährig fruchttragende Art bildet im Vergleich zu anderen Spezies verhältnismäßig große, fleischige Früchte aus, worauf die Languren speziell in den trockensten Monaten des Jahres, August und September, angewiesen sein könnten. Betrachtet man Tab. 4.19, so fällt auf, dass *Phyllanthus emblica* von Gruppe B im August 1999 noch sehr intensiv genutzt wurde (zu 14,79% des Gesamtnahrungsverhaltens bzw. 79,73% der Frugivorie), dann aber erst wieder ab März 2000 unter den fünf wichtigsten monatlichen Futterpflanzen auftrat. Dies hängt sehr wahrscheinlich damit zusammen, dass *Phyllanthus emblica*, gemessen an ihrem Abundanzwert (s. Kap. 3.3, Tab 3.8a) in Wohngebiet B wesentlich weniger verbreitet war (relative Abundanz: 1,12%) als in Wohngebiet A (relative Abundanz: 9,30%) und somit für Gruppe B weniger, bzw. für einen gewissen Zeitraum möglicherweise gar keine Früchte zur Verfügung standen.

## Blüten

Blüten wurden, wenn auch oft nur zu einem geringen Anteil (unter 5%: Gruppe A: in sieben von zwölf Monaten; Gruppe B: in fünf von elf Monaten), wie Blätter das ganze Jahr über konsumiert. Besonders viele davon nahm Gruppe A im November 1999 zu sich (21,58%). Ein Viertel davon (26,58%) lieferte die in diesem Monat fünftwertigste Futterpflanze *Crataeva odorata* (Tab. 4.18).

Im Januar und Mai 2000 bestand die Nahrung von Gruppe A zu ca. einem Zehntel (10,41% bzw. 9,67%) aus Blüten, die nun hauptsächlich von *Dalbergia latifolia* (45,76% der Florivorie im Januar) bzw. *Lantana camara* (44,78% der Florivorie im Mai) stammten.

Bei Gruppe B erreichten die reproduktiven Pflanzenteile den höchsten Anteil im Juni 2000 (22,53%), wurden aber auch in den Monaten Oktober (11,22%) und November 1999 (16,23%) sowie Januar (11,53%) und Februar 2000 (9,86%) in etwas größeren Mengen zu sich genommen. Wichtigster Lieferant war bis auf Oktober, in dem fast ausschließlich Blüten von *Pongamia pinnata* konsumiert wurden (82,61% der Florivorie, Tab. 4.19), stets *Lantana camara*.

### Samen

Im Juli 1999 bestand das Nahrungsbudget von Gruppe A zu 46,48%, im August zu 14,12% aus Samen. Dabei handelte es sich ausschließlich um *Albizzia lebbekoides* - Samen (Tab. 4.18). Auch im September 1999 wurden noch Samen, nun zu 95% von *Schleichera oleosa*, verzehrt, doch machten sie nur mehr 3,50% der Nahrung aus. Gruppe B nutzte ebenfalls *Albizzia lebbekoides* – Samen, doch konnte dies erst gegen Ende der Studie, v.a. im Juni 2000 beobachtet werden. In diesem Monat betrug der Samenanteil 3,47%. Die im Dezember zu 6,76% gefressenen Fruchtkerne stammten zu 100% von *Pongamia pinnata* (Tab. 4.19).

### Saisonalität

Vergleicht man die Nahrungsspektren von Trocken- und Regenzeit, so wurden in ersterer signifikant mehr junge Blätter gefressen (MANN-WHITNEY-U-TEST: Gruppe A:  $U=143$ ;  $n_1=25$ ;  $n_2=35$ ;  $p<0,0001$ ; Gruppe B:  $U=98$ ;  $n_1=20$ ;  $n_2=35$ ;  $p<0,0001$ ), in letzterer mehr mature Blätter (Gruppe A:  $U=231$ ;  $n_1=25$ ;  $n_2=35$ ;  $p=0,002$ ; Gruppe B:  $U=64$ ;  $n_1=20$ ;  $n_2=35$ ;  $p<0,0001$ ) und Früchte (Gruppe A:  $U=156$ ;  $n_1=25$ ;  $n_2=35$ ;  $p<0,0001$ ; Gruppe B:  $U=135$ ;  $n_1=20$ ;  $n_2=35$ ;  $p<0,0001$ ).

#### 4.3.3.2 Diversität

Abbildung 4.15 gibt die Anzahl der pro Monat von Gruppe A und B genutzten Pflanzenarten sowie den Diversitätsindex ( $H'$ ) wieder.

Die Zahl der Nahrungslieferanten schwankte bei Gruppe A von 18 im Dezember 1999 bis 29 im November 1999, bei Gruppe B von 14 im August und September 1999 bis 26 im April 2000. Das Minimum des Diversitätsindex lag bei Gruppe A mit 1,28 im Februar 2000 und bei Gruppe B mit 1,80 im September 1999, das Maximum bei A im November 1999 (2,71) und bei B im Juni 2000 (2,47). Da in die Größe des Index neben der Artenzahl die relative Nutzungshäufigkeit mit eingeht, zeigt sein Kurvenverlauf nicht immer dieselbe Zu- bzw. Abnahmetendenz wie die Säulen. So fraß Gruppe A z.B. im August 1999 von 23 verschiedenen Pflanzen, im September nur mehr von 20, während der Wert von  $H'$  nahezu gleich blieb (1,91 bzw. 1,92). Dies bedeutet, dass die Futterpflanzen im September zu ausgewogeneren Anteilen gefressen wurden als im Vormonat. Im Oktober sank die Artenzahl weiter ab (auf 19), doch kam es nun sogar zu einem Anstieg von  $H'$  auf 2,08,

also einer noch gleichmäßigeren Nutzung der Nahrungspflanzen. Im Gegensatz dazu wurden im Februar, dem Monat mit der geringsten Nahrungsdiversität, von den 19 Spezies einige wenige sehr intensiv genutzt, was auch in Tabelle 4.18 zu sehen ist. In diesem Monat machten die fünf am häufigsten gefressenen Futterpflanzen mit 89,14% den höchsten jemals erreichten Wert an der monatlichen Gesamtdiät aus.

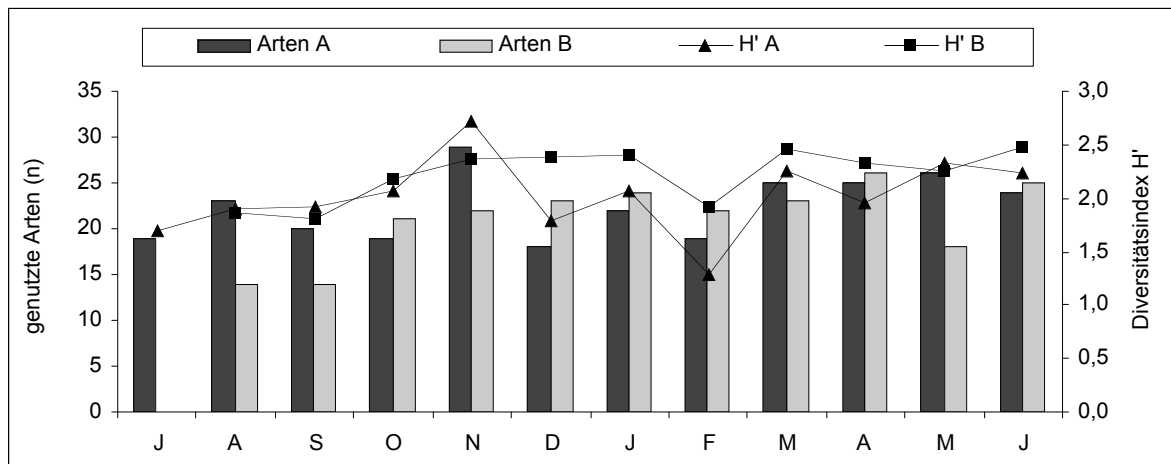


Abb. 4.15: Diversitätsindex und Anzahl der pro Monat genutzten Futterpflanzenarten.

Ähnliches findet man bei Gruppe B z.B. im März und April 2000. In letzterem wurden zwar mehr Arten (26), doch zu unausgewogeneren Teilen konsumiert als im Vormonat (23) (H' April: 2,33; H' März: 2,46). Vergleicht man die beiden Gruppen, so ist festzustellen, dass Gruppe B die Futterpflanzen im Allgemeinen gleichmäßiger nutzte als Gruppe A (s. z.B. Artenzahl und H' in den Monaten August 1999 und März bis Juni 2000).

Bei beiden Gruppen lag der mittlere Diversitätsindex in der Regenzeit höher (Gruppe A: 2,06; Gruppe B: 2,30) als in der Trockenzeit (Gruppe A: 1,97; Gruppe B: 2,08).

#### 4.3.3.3 Die Auswahl der Nahrung in Relation zu ihrer Verfügbarkeit

In diesem Abschnitt wird der Zusammenhang zwischen Nahrungsangebot und Nutzung durch die Languren analysiert. Wie in Kap 3.3 dargestellt, übten die durch die Monsunwinde verursachten saisonalen Klimaveränderungen entscheidenden Einfluß auf die Phänologie des Waldes und damit das Ausmaß der zur Verfügung stehenden Phytophasen aus. So bot der Wald im Ganzen gesehen nur zu bestimmten Zeiten im Jahr größere Mengen an z.B. jungen Blättern, Blüten oder Früchten (s. Kap 3.3, Abb. 3.17 und 3.19). Zwischen der Nutzung der einzelnen Bestandteile (jungen Blättern, maturen Blättern, Blüten bzw. Früchten) und ihrem jeweiligen Gesamtangebot bestand jedoch kein Zusammenhang (SPEARMAN-Rangkorrelation: Gruppe A:  $n = 12$ ; Gruppe B:  $n = 11$ ;  $p$  stets  $> 0,05$ ). Hier ist allerdings zu berücksichtigen, dass die Werte der Gesamtphänologie auf dem Phytophasen-Angebot aller in den 'Plots' vorhandenen Baumarten, also auch der ungenutzten, basieren.

So trug die dominante Spezies *Schoutenia ovata* entscheidend zur Phytoproduktion des Waldes bei, doch spielte sie in der Ernährung der Languren so gut wie keine Rolle (s. 4.3.3.2.1). Zieht man nur das von den Futterbäumen (bei Gruppe A 19 der 25 'Plot-Arten', Gruppe B: 18 der 20 'Plot-Arten') bereitgestellte Angebot heran, so ergibt sich bei Gruppe B eine positive Korrelation zwischen dem Angebot und der Nutzung von Früchten ( $n = 11$ ;  $r_s = 0,8018$ ;  $p = 0,0030$ ). Auch Gruppe A läßt hier eine Assoziation erkennen ( $n = 12$ ;  $r_s = 0,5664$ ;  $p = 0,0548$ ), doch ist diese weniger stark ausgeprägt als bei Gruppe B. Andere Bestandteile wurden dagegen nicht entsprechend dem Ausmaß ihrer Verfügbarkeit konsumiert (junge Blätter: Gruppe A:  $r_s = 0,0769$ ;  $p = 0,8122$ ; Gruppe B:  $r_s = -0,2091$ ;  $p = 0,5372$ ; mature Blätter: Gruppe A:  $r_s = 0,3077$ ;  $p = 0,3306$ ; Gruppe B:  $r_s = 0,5364$ ;  $p = 0,0890$ ; Blüten: Gruppe A:  $r_s = -0,0525$ ;  $p = 0,8712$ ; Gruppe B:  $r_s = -0,1273$ ;  $p = 0,7092$ ). Nun ist denkbar, dass ein bestehender Zusammenhang zwischen zwei Variablen durch den Einfluß eines dritten Faktors verdeckt wird (s. z.B. BECKWITH 1995: 138). So könnte ein zeitweise auftretendes, hohes Fruchtangebot und die damit einhergehende Bevorzugung von Früchten z.B. eine vorhandene Beziehung zwischen dem Konsum und Vorkommen von Blüten kaschieren. Um zu testen, ob derartige Effekte vorliegen, wurden partielle Rangkorrelationen nach KENDALL (SIEGEL & CASTELLAN 1988) berechnet. Dieses Verfahren klärt den Bezug zwischen zwei Variablen unter Ausschluß des Einflusses einer dritten Größe. Aber auch nach Ausschaltung des denkbaren Störfaktors 'Fruchtangebot' konnte für keine der drei Kategorien junge Blätter, mature Blätter und Blüten ein Zusammenhang zwischen Angebot und Aufnahme durch die Languren gefunden werden (junge Blätter: Gruppe A:  $T_{xy,z} = 0,0911$ ;  $p > 0,5$ ; Gruppe B:  $T_{xy,z} = -0,1152$ ;  $p > 0,5$ ; mature Blätter: Gruppe A:  $T_{xy,z} = 0,180$ ;  $p > 0,4$ ; Gruppe B:  $T_{xy,z} = 0,3158$ ;  $p > 0,1$ ; Blüten: Gruppe A:  $T_{xy,z} = -0,0173$ ;  $p > 0,5$ ; Gruppe B:  $T_{xy,z} = -0,1629$ ;  $p > 0,4$ ).

Obigen Ergebnissen zufolge ist das Nahrungsverhalten der Languren also eher als unopportunistisch zu charakterisieren, d.h. sie passten ihre Ernährung nicht einfach dem an, was der Wald im Ganzen betrachtet gerade zu bieten hatte, sondern wählten ihre Kost vielmehr ganz gezielt von einigen wenigen Spezies bzw. Teilen davon aus. Dies hatte sich ja bereits bei den Ausführungen zu den jeweils zehn am häufigsten genutzten Futterpflanzen und der monatlichen Variation in der Nahrungszusammensetzung herauskristallisiert, doch wurden dabei keine Angaben zur Nutzung in Relation zur Verfügbarkeit einzelner Spezies gemacht. Darüber geben zum Teil die saisonalen Selektivitätswerte (s. 4.3.3.2.3) Auskunft, die allerdings nur für die in den 'Plots' enthaltenen und synchron produzierenden Baumarten berechnet werden konnten und nicht den gesamten Beobachtungszeitraum berücksichtigen. An dieser Stelle wird daher die Nutzung der zehn wichtigsten Futterpflanzenarten in Hinblick auf das bereitgestellte Angebot besprochen. Die Abbildungen 4.16 und 4.17 zeigen den Jahresverlauf von Angebot (als mittlere Verfügbarkeit, Säulen; zur Skaleneinteilung s. Kap. 3.3.2.1.3) und 'Nachfrage' (als prozentualer Anteil am Nahrungsverhalten, Linien) des jeweils bevorzugten Bestandteiles. Wurde ein Teil trotz scheinbar fehlender Verfügbar-

keit gefressen, so trugen die ausgewählten Phänologie-Exemplare in diesem Monat entweder keine entsprechende Phytophase und diese wurde von anderen Individuen ihrer Art bereitgestellt. Oder aber sie entwickelten sie erst nach der Phänologie-, doch noch vor bzw. während der 'scansampling' - Datenaufnahme. Ersteres traf z.B. auf die nahezu ganzjährig Blätter produzierenden Liane *Porana volubilis* (s. Gruppe A (Nr. 10) bzw. Gruppe B (Nr. 6), jeweils Oktober 1999) oder auf die mit nur drei Exemplaren in der Stichprobe vertretene *Acacia leucophloea* (Gruppe A (Nr. 7): Juli 1999 und April - Juni 2000), letzteres z.B. bei Gruppe B auf *Grewia koordersiana* (Nr. 3, Dezember 1999) oder *Schleichera oleosa* (Nr. 8, August 1999) zu. Die fehlenden Angaben bei *Albizia lebbekoides* dagegen, der viertwichtigsten Futterpflanze von Gruppe A, sind darauf zurückzuführen, dass Samen in der Phänologie nicht als eigene Kategorie erfasst wurden und somit keine quantitativen Daten dazu vorliegen. Es konnte daher zwar keine Korrelationsanalyse durchgeführt, zumindest aber der SSW (8,09, vgl. Tab. 4.16) berechnet werden (die zeitliche Verfügbarkeit war ja bekannt), wonach die Samen stark selektiert und folglich ihrem Vorkommen entsprechend genutzt wurden. Des weiteren bestand bei Gruppe A ein positiver Zusammenhang zwischen dem Auftreten und dem Konsum der Früchte von *Grewia koordersiana* ( $r_s = 0,7930$ ;  $p = 0,0021$ ), *Lantana camara* ( $r_s = 0,9471$ ;  $p < 0,0001$ ) und *Schleichera oleosa* ( $r_s = 0,9471$ ;  $p < 0,0001$ ). Bei *Phyllanthus emblica* dagegen zeichnete sich eine negative, allerdings nicht signifikante Tendenz ab ( $r_s = -0,4697$ ;  $p = 0,1234$ ). Berücksichtigt man, dass *Phyllanthus emblica* zu den von Gruppe A selektierten Arten gehört (Selektivitätswert = 2,12, s. Abb. 4.13a), ist dies so zu interpretieren, dass sie zwar übers Jahr gesehen eine wichtige Rolle in der Ernährung der Languren spielte, doch in den Monaten, in denen ausreichend andere Früchte zur Verfügung standen, diese ihr gegenüber bevorzugt wurden. Betrachtet man die Blattwerklieferanten, so wurde nur *Streblus asper* bzw. deren junge Blätter ihrem Auftreten entsprechend genutzt ( $r_s = 0,6678$ ;  $p = 0,0176$ ). Kontinuierlich produzierende Pflanzen wie z.B. *Ficus microcarpa* und *Porana volubilis* stellten diese Phytophase (nahezu) das ganze Jahr über zur Verfügung und wurden, wie auch die Blattstiele von *Kleinhovia hospita* relativ unregelmäßig gefressen ( $p$  stets  $> 0,1$ ). Bei *Acacia leucophloea* lagen die Maxima des Angebots an jungen Blättern und deren Nutzungshäufigkeit im September 1999, doch war über den gesamten Beobachtungszeitraum betrachtet keine Assoziation zwischen den beiden Größen zu erkennen ( $r_s = 0,4623$ ;  $p = 0,1303$ ).

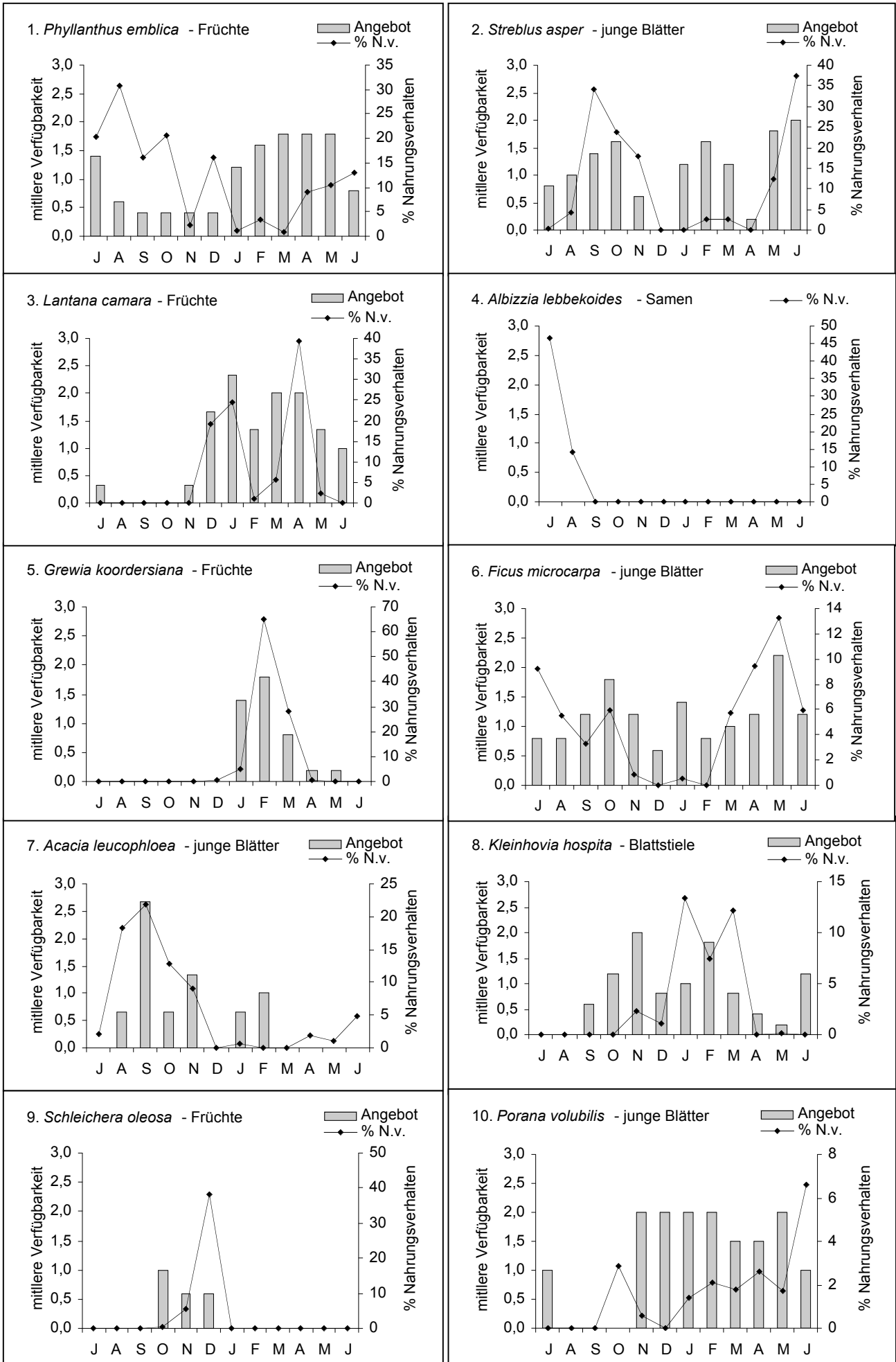


Abb. 4.16: Gruppe A: Nutzung der zehn wichtigsten Futterpflanzen in Relation zur Verfügbarkeit.



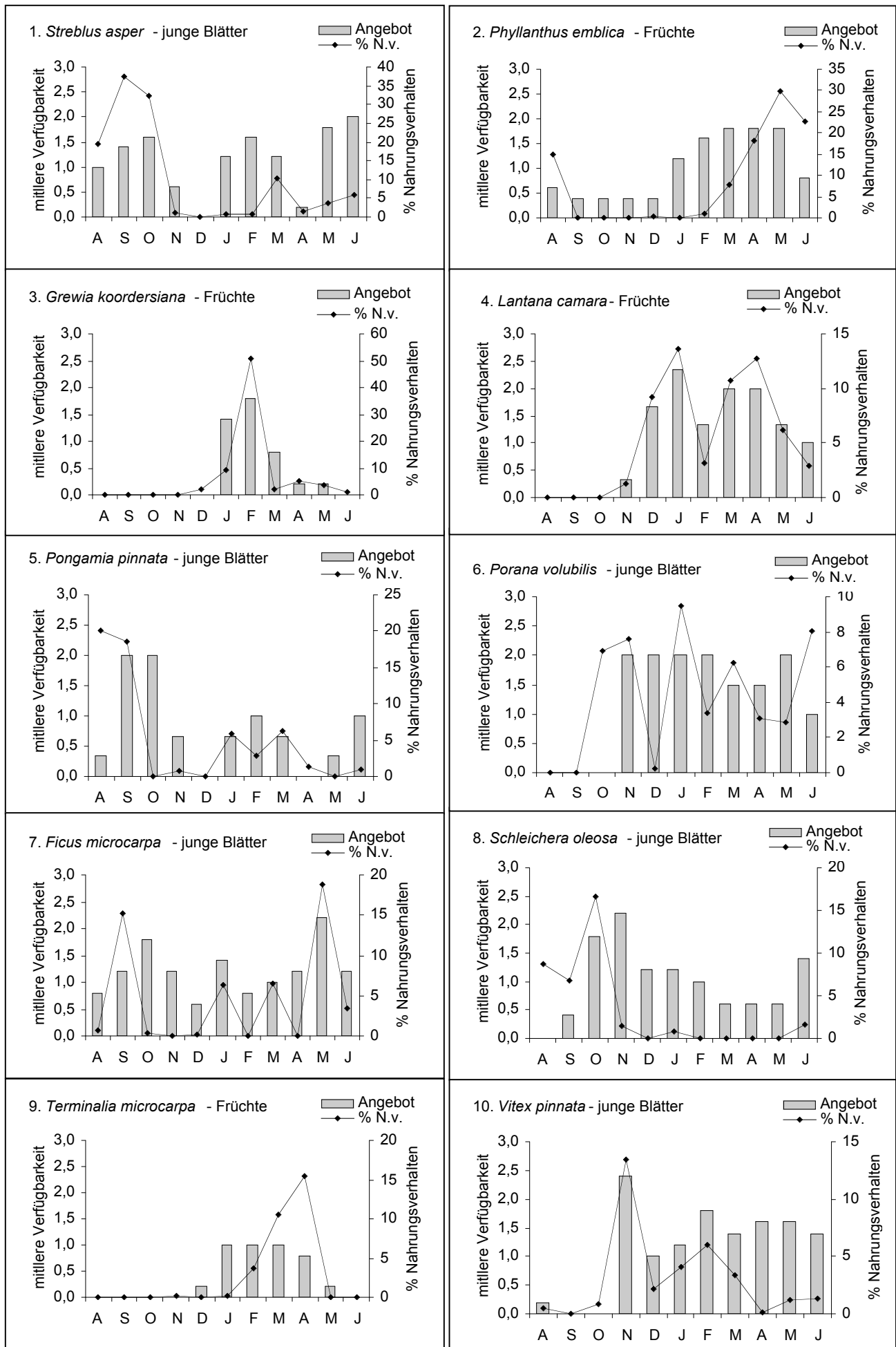


Abb. 4.17: Gruppe B: Nutzung der zehn wichtigsten Futterpflanzen in Relation zur Verfügbarkeit.

Wie Gruppe A konsumierte auch Gruppe B ihrem Auftreten entsprechend die Früchte von *Grewia koordersiana* ( $r_s = 0,9055$ ;  $p < 0,0001$ ) und *Lantana camara* ( $r_s = 0,9954$ ;  $p < 0,0001$ ), des weiteren von *Phyllanthus emblica* ( $r_s = 0,6803$ ;  $p = 0,0212$ ) und *Terminalia microcarpa* ( $r_s = 0,7424$ ;  $p = 0,0089$ ). Die wichtigste Blätterquelle *Streblus asper* wurde v.a. in der Trockenzeit genutzt, in die auch einer der mehrfachen Blattschübe fiel. Größere Mengen an jungen Blättern dieser Spezies standen außerdem von Januar - März und im Mai und Juni 2000 zur Verfügung, wurden jedoch nur noch im März etwas intensiver (10,29% N.v.) gefressen. In der Trockenzeit spielte zudem *Pongamia pinnata* eine wichtige Rolle als Blattlieferant. Sobald sich hier die ersten jungen Blätter entwickelten, wurden sie sofort intensiv konsumiert. Bestimmte Bäume dieser Art wurden von den Languren innerhalb weniger Tage manchmal so oft aufgesucht, bis sie regelrecht kahl gefressen waren. Im weiteren Jahresverlauf war *Pongamia pinnata* dann eher von geringerer Bedeutung. Ähnlich verhielt es sich bei *Schleichera oleosa*. Das neue Blattwerk der Dauerproduzenten *Ficus microcarpa* und *Porana volubilis* wurde wie von Gruppe A auch von B sehr ungleichmäßig genutzt. *Vitex pinnata* entwickelte ebenfalls - wie *Porana volubilis* ab Einsetzen der Regenzeit - ständig neue Blätter, wobei das größte Angebot im November 1999 und Februar 2000 zu verzeichnen war; in diesen beiden Monaten nahmen die Languren bezogen auf den Jahresverlauf auch am meisten davon zu sich.

Bei keinem der sechs Blattlieferanten von Gruppe B bestand jedoch ein signifikanter Zusammenhang zwischen Verfügbarkeit und Nutzung ( $p$  stets  $> 0,05$ ).

#### 4.3.3.4 Ernährungsweise und Aktivität

Bei der Analyse der monatlichen Variation der Aktivitätsmuster (Kap 4.2.3.2) wurde auf einen möglichen Einfluß der Ernährungsweise auf das Nahrungs- bzw. Ruheverhalten der Languren hingewiesen, was hier nun näher untersucht werden soll. Beide Gruppen zeigten signifikante Schwankungen in der Kategorie 'Ruhen', doch konnte kein Zusammenhang mit der monatlichen Nahrungszusammensetzung, d.h. dem Anteil an jungen Blättern, maturaen Blättern, Blüten, Früchten bzw. Samen an der Kost gefunden werden (SPEARMAN-Rangkorrelation: Gruppe A:  $n = 12$ ; Gruppe B:  $n = 11$ ;  $p$  stets  $> 0,05$ ). Auch zwischen 'Umhersehen', das zumindest bei Gruppe A im Jahresverlauf signifikant schwankte, und als weitere Art von Inaktivität möglicherweise durch das Nahrungsspektrum beeinflußt werden könnte, und der Monatskost bestand keine Korrelation ( $n = 12$ ;  $p$  stets  $> 0,05$ ).

Des weiteren hatte das Ausmaß der Aufnahme verschiedener Nahrungsbestandteile keinen Einfluß auf den monatlichen Ernährungsaufwand, d.h. den prozentualen Anteil des Nahrungsverhaltens am Aktivitätsbudget ( $p$  stets  $> 0,09$ ). Er stand bei Gruppe A jedoch in positivem Bezug zu der Nutzung von *Phyllanthus emblica* ( $n = 12$ ;  $r_s = 0,6434$ ;  $p = 0,0240$ ) bzw. von *Albizzia lebbekoides* ( $r_s = 0,5873$ ;  $p = 0,0446$ ), d.h. je größer der Anteil dieser Spezies am monatlichen Nahrungs-

budget von Gruppe A, desto mehr Zeit verbrachte sie mit der Nahrungsaufnahme. Von *Albizzia lebbekoides* wurden zu 63,04% Samen genutzt (s. Abb. 4.11), die vor dem Verzehr erst mittels Finger und Zähnen aus den vertrockneten Schoten heraus gelöst wurden. Zwar wurden hierzu keine Messungen durchgeführt, doch konnte allein durch die Beobachtung beurteilt werden, dass dies z.B. im Vergleich zum Verzehr von Blättern, die meist bündelweise von den Zweigen und ohne weitere Manipulation sofort in den Mund gesteckt wurden, ein relativ zeitaufwendiger Vorgang war. Desgleichen dauerte die Behandlung der Früchte von *Phyllanthus emblica*, die 95,12% aller von dieser Spezies genutzten Teile ausmachten (Abb. 4.11), verhältnismäßig lange. Die Languren wählten jede Frucht sehr sorgfältig aus, drehten sie, ehe sie davon abbissen dann oft noch einige Male in der Hand hin und her und zerkaute anschließend jeden Bissen sehr ausführlich. *Phyllanthus emblica* - Früchte wurden nahezu das ganze Jahr über verzehrt (s. Abb. 4.16), besonders intensiv jedoch in der Trockenzeit. Die Samen von *Albizzia lebbekoides* waren im Juli und August 1999 sehr begehrt. Die beiden Futterpflanzenarten bzw. die entsprechenden Teile davon wurden also v.a. bzw. ausschließlich in der Trockenzeit konsumiert, wodurch sich der von Gruppe A in dieser Jahreszeit erhöhte Zeitaufwand für die Nahrungsaufnahme (Kap. 4.2.3.2) erklären lässt.

Betrachtet man schließlich noch das Fortbewegungsverhalten, dessen Anteil am Aktivitätsbudget zumindest bei Gruppe B signifikant zwischen den Monaten schwankte, so schien dies jedoch nicht mit deren Ernährungsweise zusammenzuhängen. Es bestand weder eine Korrelation zu einem der oben aufgelisteten fünf Nahrungsbestandteile ( $p$  stets  $> 0,17$ ), noch zu der monatlich genutzten Anzahl an Futterpflanzenspezies ( $r_s = 0,2243$ ;  $p = 0,5074$ ).

#### 4.3.3.4 Geschlechtsspezifische Unterschiede in der Ernährung

Der Unterschied im Ernährungsaufwand zwischen Weibchen und Männchen wurde bereits im Abschnitt 'Aktivitätsrhythmen' analysiert (s. Kap. 4.2.4). Hier soll nun noch die Nahrungszusammensetzung beider Geschlechter verglichen werden. Insgesamt nutzten die Weibchen beider Gruppen mehr Futterpflanzenarten als die Männchen (Gruppe A: 50 versus 38; Gruppe B: 46 versus 36), was sich auch in einem höheren Diversitätsindex bemerkbar machte (Gruppe A:  $H'$  Weibchen: 2,89;  $H'$  Männchen: 2,71; Gruppe B: 3,00 und 2,90). Dies liegt zum Teil sicherlich daran, dass die Weibchen aufgrund der Überzahl mit wesentlich mehr INAE in die Datenaufnahme eingingen als die Männchen und daher wenig genutzte Spezies mit größerer Wahrscheinlichkeit bei einem 'Weibchen-scan' erfasst wurden. Tatsächlich handelte es sich bei den zwölf bzw. zehn zusätzlichen Arten um selten gefressene Futterpflanzen, die zusammen nur 1,76% (Gruppe A) bzw. 1,52% (Gruppe B) zur Gesamtnahrungsaufnahme der Weibchen beitrugen. Betrachtet man die prozentualen Anteile von jungen Blättern, murenen Blättern, Blüten, Früchte und Samen an der jeweiligen Gesamtdiät, so waren weder bei Gruppe A noch bei Gruppe B signifikante Differenzen zwischen

Männchen und Weibchen zu finden (s. Abb. 4.18; MANN-WHITNEY-U-TEST: Gruppe A:  $n_1=n_2=12$ <sup>1</sup>; Gruppe B<sup>2</sup>:  $n_1=n_2=11$ ;  $p$  stets  $> 0,30$ ). Die hohen Standardabweichungen sind auf die saisonalen Präferenzen für die verschiedenen Pflanzenbestandteile zurückzuführen.

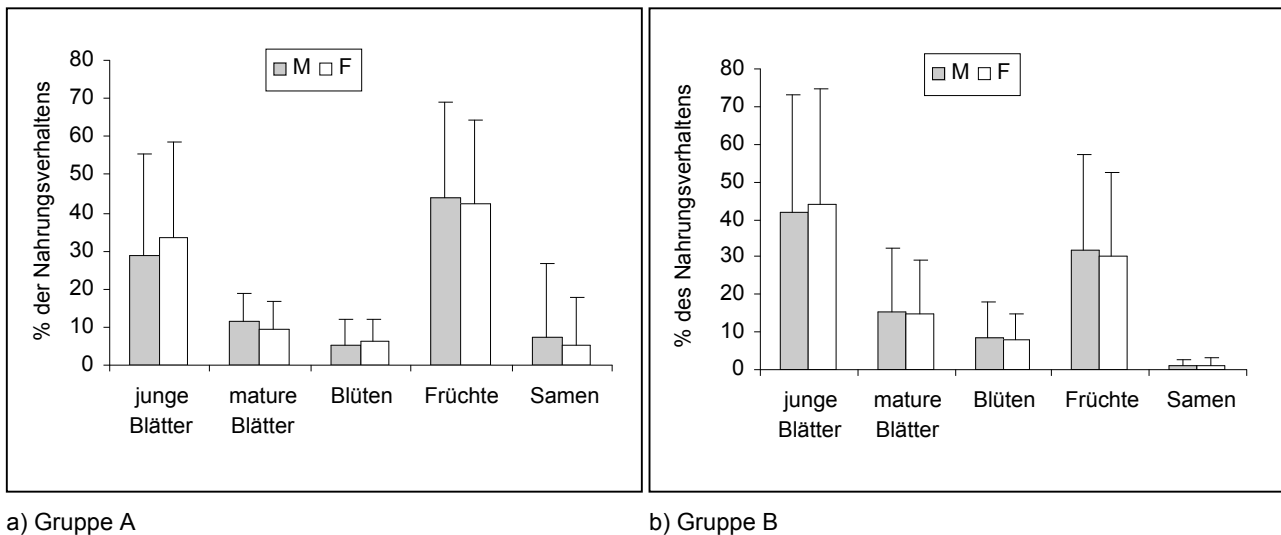


Abb. 4.18: Prozentuale Verteilung der männlichen bzw. weiblichen Nahrungsaufnahme auf die verschiedenen Bestandteile. Gruppe A:  $N = 12$  Monate, Gruppe B:  $N = 11$  Monate.

Obige Ergebnisse beziehen sich auf den gesamten Beobachtungszeitraum und damit auf Weibchen in den verschiedensten Fortpflanzungsphasen, wodurch etwaige Unterschiede zwischen Männchen und speziell reproduktionsaktiven, d.h. v.a. laktierenden Weibchen verschleiert werden könnten. Für diese Analyse eignet sich der die ersten sechs Monate umfassende Datensatz von Gruppe A, deren Weibchen während dieser Phase nahezu alle Nachwuchs zu versorgen hatten. Doch auch hier war zwischen den Geschlechtern kein auffälliger Unterschied in der Nutzung der verschiedenen Pflanzenbestandteile zu finden (s. Abb. 4.19; MANN-WHITNEY-U-TEST:  $n_1=n_2=6$ ;  $p$  stets  $> 0,5$ ). Es ist jedoch zu beachten, dass die statistische Auswertung hierzu auf einer sehr kleinen Stichprobe (6 Monate) beruht. Wieder nahmen die Weibchen aber mehr, d.h. insgesamt 44 Pflanzenarten zu sich ( $H'$ : 2,57), während die Kost des Haremshalter im selben Zeitraum von nur 30 Spezies stammte ( $H'$ : 2,45). Auf die 14 Extraarten entfielen 3,56% der weiblichen INAE.

<sup>1</sup> Der statistische Test beruht hier auf Monats- und nicht auf Tageswerten, da aufgrund der geringen Männchenanzahl für die einzelnen Nahrungsbestandteile zu wenige Tagesbeobachtungen vorliegen.

<sup>2</sup> Das subadulte Männchen wurde hier nicht berücksichtigt, d.h. der Vergleich bezieht sich wie bei Gruppe A auf die Weibchen und den Haremshalter.

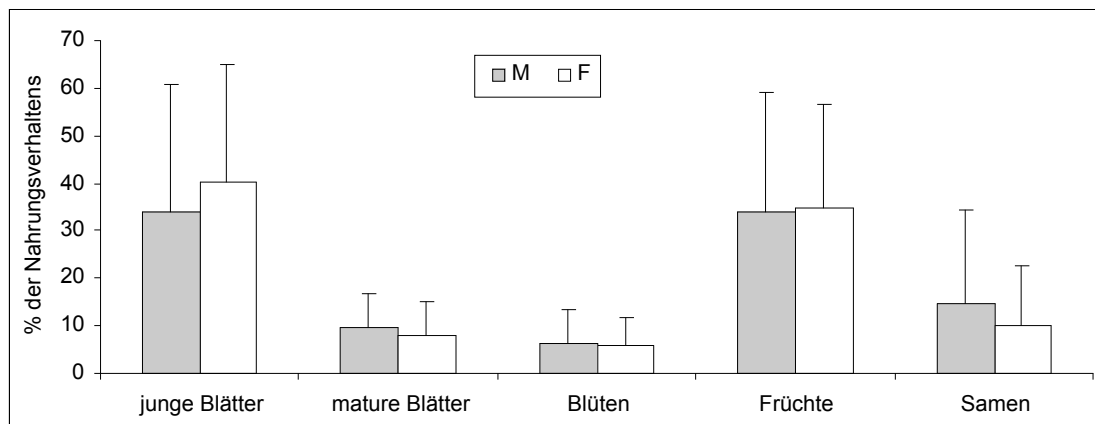


Abb. 4.19: Gruppe A: Prozentuale Verteilung der männlichen bzw. weiblichen Nahrungsaufnahme auf die verschiedenen Bestandteile in der ersten sechs Beobachtungsmonaten (N = 6).

### 4.3.4 Diskussion

#### 4.3.4.1 Nahrungszusammensetzung

Tabelle 4.20 gibt eine Übersicht über die Nahrungszusammensetzung verschiedener asiatischer Colobinenarten. Unter 'Blattwerk' wurden die Bestandteile junge (inklusive Blattknospen), mature, alte Blätter und Blattstiele zusammengefasst, die Kategorie 'Blüten' enthält zudem Blütenknospen. Da in manchen Studien nicht weiter zwischen Frucht- und Samenanteil differenziert wurde, wird zur besseren Vergleichbarkeit die Kombinationsklasse 'Früchte und Samen' mit angeführt.

Tab. 4.20: Nahrungsökologie verschiedener asiatischer Colobinae. Angegeben ist jeweils der prozentuale Anteil des Blattwerks (B), der jungen (jB) sowie muren (mB) Blätter, der Früchte (Fr) und (F+S) / oder Samen (Sa), der Blüten (Blü) und der zehn am häufigsten genutzten Arten (TT) am Gesamtnahrungsbudget, sowie die Anzahl aller genutzter Futterpflanzenspezies (Fsp). Habitat-Vegetationstyp (Klassifikation s. WHITMORE 1998 und WALTER & BRECKLE 1999): FMW: Feuchter laubwerfender Monsunwald; HRW: Halb-Immergrüner Regenwald; IRW: Immergrüner Regenwald; PL: Plantagen; SA: Savanne; SW: Sekundärwald; TMW: Trockener laubwerfender Monsunwald.

Art	Nahrungsökologie										Habitat	Quelle
	B	jB	mB	F+S	Fr	Sa	Blü	Fsp	TT			
<i>Trachypithecus auratus</i> - A	46,1	33,3	9,7	47,8	41,5	6,3	5,7	50	77,3	TMW / SA	vorliegende Studie	
<i>Trachypithecus auratus</i> - B	57,6	40,9	15,5	33,6	32,4	1,2	8,1	46	71,9	TMW / SA	vorliegende Studie	
<i>Trachypithecus auratus</i> - 3	49,1	45,0	0,9	27,1	20,0	7,1	20,7	88	61,1	SW (IRW) / PL	KOOL 1989	
<i>Trachypithecus auratus</i> - 21	51,2	47,0	0,5	37,0	18,0	19,0	6,7	49	60,9	SW / IRW	KOOL 1989	
<i>Trachypithecus auratus</i>	64,2	62,1	2,1	17,4	13,4	4,0	16,4	90	46,1	IRW	BECKWITH 1995	
<i>Trachypithecus geei</i>	43,8	41,4	2,4	46,9	21,2	25,7	9	53	57,0	IRW / PL	GUPTA & CHIVERS 2000	
<i>Trachypithecus johnii</i>	62,2	31,2	26,8	25,1			9,3	107	65,2	IRW	OATES et al. 1980	
<i>Trachypithecus johnii</i>	62,0			28,0	14,0	14,0	10,0	89	46,4	IRW	RAMACHANDRAN & GIGI 2001	
<i>Trachypithecus obscurus</i>	58,0	36,0	22,0	35,0	32,0	3,0	7,0	87		IRW	CURTIN 1980	
<i>Trachypithecus obscurus</i>	48,2			47,3			4,5			IRW	MACKINNON & MACKINNON 1980	
<i>Trachypithecus phayrei</i>	68,1			24,4						FMW	STANFORD 1988	
<i>Trachypithecus pileatus</i>	68,0			26,0	21,0	5,0	4,0			FMW	ISLAM & HUSAIN 1982	
<i>Trachypithecus pileatus</i>	57,8	15,8	42,0	33,7	24,4	9,3	7,0	35	71,3	FMW	STANFORD 1991	
<i>Trachypithecus vetulus</i>	60,0	20,0	40,0	28,0			12,0	~12	~90,0	HRW	HLADIK 1977	
<i>Presbytis comata</i>	64,7	59,1	5,6	14,2	13,5	0,7	13,5	~70		IRW	RUHIYAT 1983	
<i>Presbytis melalophos</i>	33,8	26,5	7,3	46,4	20,2	26,2	16,9		43,0	IRW	BENNETT 1983	
<i>Presbytis rubicunda</i>	37,6	36,5	1,1	49,3	19,2	30,1	11,1		24,0	IRW	DAVIES 1984	

Wie aus der Tabelle hervorgeht und in der Einleitung bereits angedeutet wurde, weisen die Colobinae z.T. sehr unterschiedliche Nahrungsbudgets auf, deren einzige Gemeinsamkeit in der Herbivorie besteht. Zwar zeichnen sich viele der in Tab. 4.20 aufgelisteten Spezies durch einen sehr hohen Blattwerkanteil aus, doch gibt es auch Vertreter, die sich zu annähernd gleichen Proportionen von Blättern und Früchten und/oder Samen (z.B. *Trachypithecus geei*, *T. obscurus* (MACKINNON & MACKINNON 1980) bzw. überwiegend von Früchten und/oder Samen ernähren (z.B. *Presbytis melalophos* und *P. rubicunda*).

*Trachypithecus auratus* nahm in dieser Studie bevorzugt junge Blätter und Früchte zu sich, die zusammen fast 75% ihrer Nahrung ausmachten. Allerdings unterschieden sich beide Gruppen in dem Anteil, den die zwei Bestandteile jeweils zum Gesamtbudget beitrugen. Bei Gruppe A überwog der Fruchtanteil (41,52%), bei Gruppe B der der jungen Blätter (40,93%). Da Gruppe A über den gesamten Beobachtungszeitraum betrachtet mehr reproduktionsaktive Weibchen enthielt als Gruppe B, könnte diese Differenz auf deren größeren Kalorienbedarf zurückgeführt werden. Tatsächlich war eine signifikant erhöhte Frugivorie von Gruppe A nur während der ersten Beobachtungshälfte (August - Dezember 1999) gegeben (MANN-WHITNEY-U-TEST:  $n_1=n_2=25$ ;  $U=101,5$ ;  $p < 0,0001$ ), während sich die beiden Gruppen im zweiten Studienabschnitt (Januar - Juni 2000), als keines der A-Weibchen mehr laktierte, hierin nicht mehr auffällig unterschieden (MANN-WHITNEY-U-TEST:  $n_1=n_2=30$ ;  $U=370,5$ ;  $p = 0,2398$ ). Dennoch scheint der Reproduktionszustand nicht die ausschlaggebende Rolle für die Differenz zwischen den Gruppen gespielt zu haben. Zum einen waren sich die Nahrungsbudgets von Männchen und reproduktionsaktiven Weibchen hinsichtlich der Bestandteile sehr ähnlich (s. 4.3.3.4)<sup>1</sup>, zum anderen nahm das Männchen von Gruppe A im oben angeführten Zeitraum (August - Dezember 1999) ebenfalls mehr Früchte zu sich als das Männchen von Gruppe B (CHI<sup>2</sup>-TEST:  $\text{Chi}^2 = 13,31$ ;  $\text{FG} = 4$ ;  $p = 0,0098$ ). Es muß daher einen anderen Grund für die stärker ausgeprägte Frugivorie von Gruppe A geben. In diesem Zusammenhang stellt sich zunächst die interessante Frage, ob *T. auratus* prinzipiell als bevorzugt frugivor anzusehen ist und bei fehlendem Fruchtangebot auf die weniger begehrte Blattnahrung ausweicht oder umgekehrt; bzw. ob keiner der beiden Komponenten der Vorzug gegeben wird, sie also als 'semivor' (WATERMAN & KOOL 1994: 282) zu bezeichnen wären und der Unterschied zwischen den Gruppen einfach eine intraspezifische Variabilität darstellt. Wie im folgenden dargelegt werden wird, weisen die Ergebnisse dieser Studie auf ersteres, d.h. auf eine Tendenz zur Fruchtpräferenz hin:

---

<sup>1</sup> Wie im vorherigen Kapitel diskutiert, verbrachten laktierende Weibchen im Vergleich zum Haremshalter mehr Zeit mit der Nahrungsaufnahme, d.h. ihr zusätzlicher Energiebedarf wurde vermutlich durch die Aufnahme größerer Mengen aller Bestandteile erreicht.

1. Wird ein Bestandteil bevorzugt, so sollte es dem Angebot entsprechend genutzt werden. Wie in Abschnitt 4.3.3.3 gezeigt wurde, bestand weder zwischen dem (von allen Futterbaumarten bereitgestellten) Gesamtangebot noch dem jeweils von den wichtigsten Blattquellen offerierten Einzelangebot an jungen Blättern und ihrer Aufnahme eine signifikant positive Korrelation. Nur *Streblus asper* wurde von Gruppe A proportional zur Verfügbarkeit gefressen. Anders verhält es sich dagegen mit dem Fruchtkonsum, der bei Gruppe B sowohl mit dem Gesamtangebot als auch der jeweils von den favorisierten Spezies produzierten Menge positiv korreliert war. Gruppe A ließ ebenfalls eine stark positive Assoziation zum Gesamtangebot erkennen und nutzte bis auf *Phyllanthus emblica* auch die Früchte der für sie bedeutendsten Fruchtlieferanten entsprechend ihrem Auftreten.
2. Wenn Früchte demnach also bevorzugt wurden, muß eine Erklärung für den geringeren Konsum von Gruppe B gefunden werden. Analysiert man die Frugivorie beider Gruppen im Jahresverlauf, so gibt es Hinweise darauf, dass Gruppe B mit einem temporären Fruchtpass, d.h. insbesondere einer Verknappung an *Phyllanthus emblica* und *Schleichera oleosa*, konfrontiert war. Zur leichteren Orientierung sind die monatlichen Anteile der Frugivorie am Gesamtnährungsverhalten hier noch einmal für beide Gruppen in einem Diagramm dargestellt (s. Abb. 4.20).

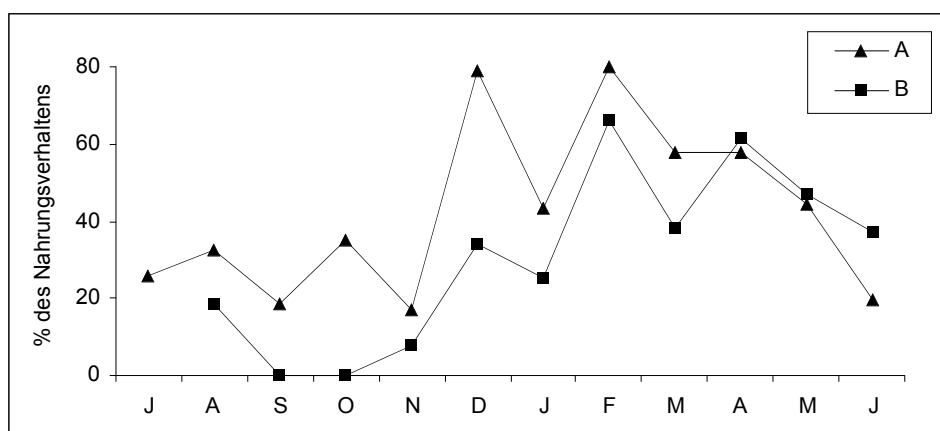


Abb. 4.20: Prozentualer Anteil der Frugivorie am monatlichen Gesamtnährungsverhalten beider Studiengruppen.

Wie der Abbildung zu entnehmen ist, nahm Gruppe A von August 1999 bis einschließlich März 2000 stets mehr Früchte zu sich als Gruppe B, doch fallen dabei besonders die Monate September und Oktober (Fruchtanteil Gruppe B = 0%) sowie Dezember (Fruchtanteil von Gruppe A liegt deutlich, d.h. um 44,88% über dem von Gruppe B) auf. Der wichtigste Fruchtlieferant von Gruppe A im September und Oktober war *Phyllanthus emblica*, eine Baumart, die im Wohngebiet von Gruppe B vergleichsweise seltener vorkam (s. Kap. 3.3). Es kann zwar keine Aussage darüber gemacht werden, wie viele Exemplare sich insgesamt im HR B befanden bzw. welche davon wann Früchte trugen (zwei der fünf Phänologiebäume standen im HR B und besaßen in den entsprechenden Monaten keine Früchte), doch erscheint es sehr wahrscheinlich, dass

Gruppe B gegen Ende der Trockenzeit alle Vorräte an *Phyllanthus emblica* - Früchten aufgebraucht hatte und sie ihnen erst wieder in der nächsten Fruktifikationsperiode zur Verfügung standen. Dass sie dann auch intensiv genutzt wurden, ist an den Daten der letzten drei Beobachtungsmonate zu sehen, in denen *Phyllanthus emblica* stets die erstrangige Futterart von Gruppe B bildete (vgl. Tab. 4.19 und auch Abb. 4.17). Warum die Früchte nicht schon eher gefressen wurden (die Fruchtentwicklung setzte ja bereits im Januar ein, s. Kap. 3.3), hängt vermutlich damit zusammen, dass sie für die Languren scheinbar erst ab einem bestimmten Reifegrad genießbar waren (s. Ergebnisteil 4.3.3.2.2). In den letzten drei Monaten wies Gruppe B sogar einen höheren Fruchtanteil auf als Gruppe A (Abb. 4.20).

*Schleichera oleosa*, für beide Gruppen im Dezember 1999 die wichtigste Fruchtquelle (s. Abschnitt 4.3.3.3) war in beiden Wohngebieten zwar annähernd gleich stark vertreten (s. Kap. 3.3), doch trugen im Beobachtungsjahr nur wenige Exemplare im HR B nennenswerte Mengen an Früchten. Der offenbar einzige Baum, der ein üppiges Angebot bereitstellte, stand in dem mit dem Wohngebiet der angrenzenden Strandgruppe überlappenden östlichen Bereich, und wurde von dieser ebenfalls genutzt (s. dazu die Ausführungen in Kapitel 4.4 Habitatnutzung). Demnach dürften Gruppe B auch *Schleichera oleosa* - Früchte in vergleichsweise geringeren Mengen zur Verfügung gestanden haben als Gruppe A. Da diese Fruchtengpässe während der ersten Beobachtungshälfte auftraten, läßt sich erklären, warum Gruppe B in diesem, nicht aber im zweiten Untersuchungsabschnitt signifikant weniger Früchte fraß als Gruppe A. Obigen Befunden zufolge hätte Gruppe B sehr wahrscheinlich mehr Früchte verzehrt, wäre ein entsprechendes Angebot vorhanden gewesen. Ähnliches fand STANFORD (1991) für die von ihm in einem saisonalen Habitat untersuchte *Trachypithecus pileatus* - Gruppe, der ebenfalls nur begrenzte Mengen an Früchten zur Verfügung standen.

*Trachypithecus auratus* ernährte sich in dieser Studie also bevorzugt von Früchten und nahm ergänzend hierzu bzw. in Zeiten von Fruchtverknappung vor allem junge Blätter zu sich. Diese wurden jedoch nicht wahllos von den gerade verfügbaren Spezies gepflückt, sondern stammten hauptsächlich von *Streblus asper*, *Ficus microcarpa*, *Acacia leucophloea* und *Pongamia pinnata*. Auch Blüten wurden stets, doch meist nur in geringen Mengen verzehrt, und spielten insgesamt eine eher untergeordnete Rolle in der Ernährung. Waren weder akzeptable Früchte noch junge Blätter vorhanden, wichen die Languren auf mature Blätter aus (s.u.).

Im Vergleich zu *T. auratus* in West-Java und anderen *Trachypithecus* spp. lag damit der Fruchtanteil v.a. von Gruppe A sehr hoch (s. Tabelle 4.20). Generell findet man unter den Colobinae eher wenige Vertreter, die sehr große Mengen an Früchten zu sich nehmen, was in der Regel auf die besonderen Eigenschaften des prägastrischen Verdauungssystems zurückgeführt wird (KAY & DAVIES 1994). Wie beschrieben, herrscht in der Fermentationskammer ein neutraler pH-Wert (5,5-7,0) vor, dessen Aufrechterhaltung für den ungestörten Ablauf der zellulolytischen Verdauungsvor-



gänge von essentieller Bedeutung ist. Kommt es zu einer pH-Absenkung (Azidose), so führt dies zu einer Schädigung der Mikroorganismen (BAUCHOP & MARTUCCI 1968; OHWAKI et al. 1974), was z.T. fatale, nicht selten tödliche Folgen haben kann (s. z.B. ROBERTS & COLLINS 1978). Eine Azidose wird u.a. durch hohe Konzentrationen an Monosacchariden, wie sie z.B. süße Früchte enthalten, ausgelöst, da diese wesentlich schneller aufzuspalten sind als faserige, zellulosehaltige Nahrung. Dadurch häufen sich im Vormagen in relativ kurzer Zeit große Mengen an Fermentationsprodukten, d.h. insbesondere Fettsäuren an, die von der Magenwand nicht schnell genug resorbiert werden können (GOLTENBOTH 1976). Säuerliche Früchte wiederum weisen einen hohen Fruchtsäuregehalt auf, der ebenso zu einer pH-Reduktion des Fermentationsmilieus führt (KAY & DAVIES 1994). Colobinae meiden daher in der Regel sehr zucker- bzw. säurehaltige, d.h. v.a. sukkulente Früchte, denn je größer der Fruchtfleischanteil, desto höher die Konzentration an Fruchtzucker bzw. -säuren. Da der Fruchtfleischanteil mit zunehmenden Reifegrad zunimmt, werden im Allgemeinen reife Früchte als eher ungeeignete Colobinen-Nahrung angesehen, doch muß hier etwas differenziert werden (s. auch KAY & DAVIES 1994). Zum einen entwickeln nicht alle Pflanzenarten sogenannte Saffrüchte (sondern z.B. Trockenfrüchte, s. STRASBURGER & SITTE 2002), zum anderen enthalten reife Früchte meist weniger verdauungshemmende Polyphenole (Tannine) als unreife (WATERMAN & KOOL 1994), was die Auswahl gegebenenfalls beeinflussen kann (MILTON 1981). Daher ist es nicht weiter erstaunlich, dass sich unter den von Colobinen verzehrten Früchten manchmal ein relativ hoher Anteil an reifen Früchten befindet. In vorliegender Studie entfielen hierauf beispielsweise bei beiden Gruppen ca. 50% der Frugivorie (s. 4.3.3.1), bei einer der von KOOL (1989) untersuchten *T. auratus* - Gruppen betrug er 42,55%, bei *T. geei* 47,64% (GUPTA & CHIVERS 2000).

Es sind also vielmehr die sukkulenten Früchte, die das Vormagensystem der Colobinae empfindlich zu stören vermögen. Leider liegen hierzu meist keine quantitativen Angaben vor, doch scheinen auch sie zumindest bis zu einem gewissen Grad problemlos konsumiert werden zu können. Sowohl bei Gruppe A als auch bei B machten saftige Früchte (*Phyllanthus emblica* und *Schleicheraleosa*) ca. 35% der Frugivorie aus, was jeweils 14,86% bzw. 11,44% des Gesamtnahrungsverhaltens entsprach. Inwieweit dieser Anteil als hoch einzustufen ist, kann nicht beurteilt werden, da Vergleichsdaten fehlen. Der äußerst flexible Hanumanlangur (*Semnopithecus entellus*) ernährt sich in manchen Gebieten zu 45% von meist reifen und saftigen Früchten (HLADIK 1977), doch ist er aufgrund seiner Lebensweise als ein eher atypischer Vertreter der asiatischen Colobinae anzusehen (BENNETT & DAVIES 1994: 137). BECKWITH (1995: 121) zufolge waren viele der von seiner *T. auratus* - Gruppe konsumierten Früchte reif und saftig. *Trachypithecus pileatus* wies ebenfalls eine Vorliebe für zuckerhaltige, reife Früchte auf (STANFORD 1991: 75). In beiden Fällen lag der jeweilige *Gesamtfruchtkonsum* allerdings weit unter den in dieser Studie beobachteten Werten (BECKWITH: 13,4%; STANFORD: 24,4%, s. Tab. 4.20). KOOL (1989: 190) erwähnt für *T. auratus* einen maximalen monatlichen Anteil von süßen Früchten am Nahrungsbudget von 20%. Eine be-

stimmte Menge dieser problematischen Nahrung kann demnach also toleriert werden, doch läßt sich diese kaum quantifizieren. So ernährte sich Gruppe A im Dezember 1999 zu 38,36% von *Schleichera oleosa* - Früchten und auch *Phyllanthus emblica* wurde von beiden Gruppen in manchen Monaten zu einem sehr hohen Anteil konsumiert (Maximalwerte um die 30%; s. Tab. 4.18 und 4.19 sowie Abb. 4.16 und 4.17 in Kapitel 4.3.3.3).

Eine Azidose läßt sich möglicherweise durch den gleichzeitigen Konsum von faserhaltiger Kost verhindern, da diese die Verdauungsgeschwindigkeit herabsetzt und die anfallenden Fermentationsprodukte rasch genug resorbiert werden können (CORK & FOLEY 1991; DAVIES 1984). Nun wurden in dieser Studie keine phytochemischen Analysen durchgeführt, doch gelten v.a. mature Blätter als besonders schwer verdaulich (WATERMAN 1984; WATERMAN & MCKEY 1989). Betrachtet man die monatliche Variation in der Aufnahme dieses Bestandteiles, so läßt Gruppe A hier jedoch keine Zusammenhänge erkennen. Der höchste Anteil maturer Blätter war bei ihr im Januar 2000 zu verzeichnen, während die größten Mengen an sukkulenten Früchten wie oben erwähnt im August und Dezember 1999 verzehrt wurden. SPEARMAN-Rangkorrelationsanalysen zeigen sogar eine negative Tendenz zwischen dem Konsum an maturen Blättern und *Phyllanthus emblica* ( $n = 12$ ;  $r_s = -0,0769$ ;  $p = 0,8122$ ) bzw. *Schleichera oleosa* ( $r_s = -0,2563$ ;  $p = 0,4214$ ). Bei Gruppe B fiel die maximale monatliche Aufnahme von maturen Blättern zwar mit dem Verzehr von *Schleichera oleosa* - Früchten zusammen (Dezember 1999), doch ist dies, wie weiter unten noch diskutiert wird, wohl eher auf einen Mangel an bevorzugter Nahrung zurückzuführen und nicht als besondere Verdauungsstrategie anzusehen, zumal die maturen Blätter hauptsächlich von Lianen stammten, die aufgrund ihrer vergleichsweise hohen Wachstumsrate generell weniger schwer verdauliche Stoffe enthalten als andere Holzpflanzen (WATERMAN & KOOL 1994). Über den gesamten Beobachtungszeitraum betrachtet war auch bei Gruppe B keine signifikante Assoziation zwischen dem Anteil maturer Blätter und *Phyllanthus emblica* ( $n = 11$ ;  $r_s = 0$ ;  $p = 1$ ) bzw. *Schleichera oleosa* ( $r_s = -0,2909$ ;  $p = 0,3855$ ) an der Gesamtnahrung festzustellen. Es ist natürlich nicht auszuschließen, dass die Languren über andere, möglicherweise sehr fein aufeinander abgestimmte Kompensationsstrategien verfügen, doch müßten dazu detailliertere Studien durchgeführt werden. Auf jeden Fall sind sie in der Lage, ihre Nahrung so zu wählen, dass sie auch durch einen relativ hohen Fruchtanteil, v.a. an sukkulenten Früchten, keinen Schaden nehmen. In dieser besonderen Rezeptur, d.h. der speziellen Nahrungskomposition scheint der Schlüssel zum Verständnis einer erfolgreichen Zoonhaltung zu liegen (s. auch ROBERTS & COLLINS 1978).

Obige Ausführungen legen dar, dass es für einen Vertreter der Colobinae mit gewissen Einschränkungen prinzipiell möglich ist, sich zu einem großen Prozentsatz von Früchten zu ernähren, doch bieten sie noch keine Begründung, warum dies bei *Trachypithecus auratus* in dieser Studie, nicht aber bei anderen Spezies, v.a. der Gattung *Trachypithecus*, der Fall war. Hierzu werden nun folgende Erklärungsansätze diskutiert:

1. Fehlen syntoper Primatenarten
2. 'Getarnte' Granivorie
3. Wasserstreß infolge Trockenheit des Habitates
4. Saisonalität des Waldes

1. Die Anwesenheit anderer Primatenarten im selben Habitat kann sich erheblich auf die Nahrungswahl auswirken (Überblick s. z.B. RICHARD 1985). CHARLES-DOMINIQUE (1977) beobachtete, dass die Nahrungszusammensetzung fünf syntoper Spezies der Loriformes in Gefangenschaft, in der sie frei zwischen verschiedenen Bestandteilen wählen konnten, stark von der im Freiland gefundenen abwich. Dies führte er auf die im natürlichen Habitat vorherrschende Konkurrenzsituation zurück (CHARLES-DOMINIQUE 1977: 26). MACKINNON & MACKINNON (1980) studierten fünf syntope Primatenarten in Malaysia (*Hylobates lar*, *Symphalangus syndactylus*, *Macaca fascicularis*, *Presbytis melalophos* und *Trachypithecus obscurus*), wobei sich herausstellte, dass sich v.a. nah verwandte Taxa in ihrer Ernährungsweise (bezogen auf die Pflanzenart und deren jeweilige Komponente) erheblich überlappten (z.B. *P. melalophos* und *T. obscurus* zu 40,2%) und sie daher einem gewissen Konkurrenzdruck ausgesetzt sein dürften. Es ist also gut denkbar, dass eine Spezies in Abwesenheit einer anderen eine etwas andere Nahrungszusammensetzung aufweisen, z.B. mehr Blätter oder Früchte konsumieren würde.

Neben *Trachypithecus auratus* findet man im West-Bali-Nationalpark *Macaca fascicularis*, doch gab es kaum Hinweise darauf, dass diese auch im nördlichen Teil von Prapat Agung, wo sich das Untersuchungsgebiet befand, verbreitet waren. Sie wurden besonders in den im Südosten gelegenen Mangroven sowie im Südwesten der Halbinsel angetroffen, lebten also zumindest mit den beiden Studiengruppen nicht syntop. Bis auf die von STANFORD (1991) untersuchte *T. pileatus* - Population teilten jedoch, soweit bekannt, alle der in Tab. 4.20 aufgelisteten *Trachypithecus*-Vertreter das Habitat mit anderen Primaten, d.h. meist mit *Presbytis*- und/oder *Macaca*-, also mehr frugivoren Arten (z.B. BECKWITH 1995; CURTIN 1980; KOOL 1989; OATES et al. 1980). Es ist anzunehmen, dass daraus eine gewisse Konkurrenz um Früchte resultierte<sup>1</sup>, der sich die *Trachypithecus* spp. durch verstärktes Ausweichen auf Blattnahrung (an die sie noch besser angepasst sind als *Presbytis*, BENNETT & DAVIES 1994) entzogen. Da ein entsprechender Druck in vorliegender Studie fehlte, konnte *T. auratus* prinzipiell, sofern verfügbar, mehr Früchte zu sich nehmen.

Dass *T. pileatus* trotz fehlender Konkurrenz keinen höheren Fruchtanteil aufwies, dürfte auf den mit der Saisonalität des Habitates verbundenen Mangel an akzeptablen Früchten zurückzuführen sein (s. STANFORD 1991: 75).

---

<sup>1</sup> Obwohl die omnivoren *Macaca* spp. in der Regel eher sukkulente Früchte verzehren, können sich deren Nahrungsbudgets dennoch stark mit denjenigen der Colobinae überschneiden (s. z.B. *Macaca fascicularis* und *Trachypithecus obscurus*: 29,9%, MACKINNON & MACKINNON 1980).

Worin nun der potentielle Vorteil einer hohen Fruchtaufnahme liegen könnte, wird unter dem nächsten Punkt diskutiert.

2. Einen möglichen Grund für einen mäßigen Fruchtkonsum sehen KAY & DAVIES (1994) u.a. darin, dass Früchte im Vergleich zu Samen eine minderwertigere Nahrungsquelle darstellen, da sie relativ weniger Proteine und Energie enthalten. Nun sind für den effektiven Aufschluß von Samen gewisse Spezialanpassungen wie ein geräumiger Magen von Vorteil, so dass sich das Verdauungssystem der Colobinae hierfür sehr gut eignet (KAY & DAVIES 1994) und sie diese wertvollen Nährstoffe z.T. auch intensiv nutzen (s. z.B. *Trachypithecus geei*; *Presbytis melalophos*; *Presbytis rubicunda* Tab. 4.20). Vor allem in Habitaten, in denen sich die Pflanzen durch eine mindere Blattqualität, wie z.B. einen geringen Protein- und hohen Sekundärstoffgehalt auszeichnen, stellen Samen eine wichtige Ersatzquelle zur Deckung des Eiweißbedarfs dar (z.B. *Colobus satanas*: MCKEY et al. 1981; *Presbytis rubicunda*: DAVIES et al. 1988). Wie in dieser Studie bei Gruppe A beobachtet wurde, kann eine granivore Ernährungsweise allerdings äußerst zeitaufwendig sein, so dass es sinnvoller erscheinen mag, die Samen samt Fruchtfleisch (und damit zusätzliche Kalorien) zu verzehren - vorausgesetzt, das Verdauungssystem nimmt dadurch keinen Schaden. Stellte der relativ hohe Fruchtkonsum von *Trachypithecus auratus* also evtl. eine verdeckte Granivorie dar? Immerhin fraß Gruppe A 70,38% und Gruppe B 60,73% aller Früchte mit Samen, doch ist dies natürlich kein Beleg dafür, dass sie eigentlich den Samen bevorzugten und das Fruchtfleisch als mehr oder weniger willkommene Beigabe gleich mit verspeisten. Genauso gut kann es sich umgekehrt verhalten haben, oder aber für keine der beiden Komponenten bestand eine Vorliebe bzw. war dies von der jeweiligen Pflanzenart abhängig. Auch wenn sich dieser Aspekt hier letztlich nicht mehr klären läßt, so sollte er nicht gänzlich außer acht gelassen werden. Eines ist jedoch klar: die Früchte der wichtigsten Fruchtquelle beider Gruppen, *Phyllanthus emblica*, wurden, weil ohne Samen, eindeutig des Fleisches wegen verzehrt. Da ihnen v.a. während der Trockenzeit eine besondere Bedeutung zukam, muß erläutert werden, ob *Trachypithecus auratus* eventuell unter einem Wasserdefizit zu leiden hatte.
3. Zu den besonderen Eigenschaften des prägastrischen Fermentationssystems gehört die Fähigkeit, dem Blut Harnstoff zu entziehen und diesen als Stickstoffquelle wieder zu verwerten (PARRA 1978; LANGER 1988). Bei den in dieser Hinsicht gut untersuchten Ruminantia gelangt der Harnstoff über Speicheldrüsen und Pansenwand in die Gärkammer und wird dort erneut von den Mikroorganismen zum Aufbau eigener Proteine genutzt. Bei den Colobinae scheint dies nach einem ähnlichen Mechanismus zu funktionieren (KAY & DAVIES 1994). Da durch dieses körperinterne 'Recycling' insgesamt weniger Harn gebildet und dem Körper damit weniger Wasser entzogen wird, dürften die Schlank- und Stummelaffen minder anfällig für Wasserstreß sein als andere Primaten (BAUCHOP 1978). Tatsächlich finden sich in nur wenigen Feldstudien

Anmerkungen zu Trinkbeobachtungen, weshalb diese Verhaltensweise generell von wohl nur geringer Bedeutung ist und das in der Nahrung enthaltene Wasser zur Deckung des Flüssigkeitsbedarfs bei vielen Colobinae ausreicht. Zusätzliche Aufnahme von Süßwasser wird v.a. aus trockenen Habitaten berichtet (s. z.B. STANFORD 1991; PODZUWEIT 1994). Da es im Untersuchungsgebiet keine Süßwasserquellen gab und den Haubenlanguren somit ausschließlich während der Regenzeit größere Mengen an Wasser zur Verfügung standen, wurde 'Trinken' in dieser Studie nur während dieser Jahreszeit registriert. Ein gravierender Wassermangel dürfte hierfür jedoch nicht die ausschlaggebende Ursache gewesen sein, da diese Verhaltensweise zum einen nur selten beobachtet wurde und die Languren zum anderen über - nach Niederschlägen - feuchte Blätter, Blüten und Früchte zusätzlich gewisse Flüssigkeitsmengen zu sich nahmen. Zwar traten innerhalb der Gruppe gelegentlich Streitigkeiten um den Zugang zu manchen Wasserlöchern auf, doch ist denkbar, dass dabei nicht um das Wasser, sondern bestimmte darin gelöste Stoffe konkurriert wurde. Da die Datenaufnahme zum größten Teil in der Regenzeit stattfand (sieben von elf bzw. zwölf Monaten), ist also nicht anzunehmen, dass der hohe Fruchtkonsum generell mit einem essentiellen Flüssigkeitsbedarf in Zusammenhang stand. Dies war vermutlich nur in der Trockenzeit der Fall, in der das saftige Fruchtfleisch von *Phyllanthus emblica* eine wertvolle Wasserquelle abgab. Dieser Pflanzenart schien darüber hinaus aber noch eine andere, wichtigere Bedeutung zuzukommen, denn zum einen überstand Gruppe B, die gerade zum Höhepunkt der trockenen Jahreszeit darauf verzichten mußte, dies ohne für die Beobachterin erkennbare Anzeichen von Dehydration, zum anderen wurden die Früchte auch während der Regenzeit in z.T. erheblichen Mengen konsumiert. Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass *Phyllanthus emblica* von Einheimischen als Heilpflanze, v.a. als Antibiotikum und zur Behandlung gastrointestinaler Störungen, verwendet wird (XIA et al. 1997; DE PADUA et al. 1999). In der Phytochemie ist vermutlich der Schlüssel zum Verständnis ihrer besonderen Relevanz in der Ernährung von *Trachypithecus auratus* in dieser Studie zu suchen.

4. Schließlich soll noch der Saisonalitäts-Aspekt erläutert werden. In saisonalen Habitaten stehen Früchte meist nur für begrenzte Zeit im Jahr zur Verfügung und werden, wie die Ergebnisse dieser Arbeit und Untersuchungen in anderen Monsunwäldern zeigen, dann meist stark selektiert bzw. dem Angebot entsprechend verzehrt (DAVIES 1984; HLADIK 1977; STANFORD 1991). In vorliegender Studie ernährten sich die Languren, d.h. v.a. Gruppe A daher in manchen Monaten nahezu ausschließlich von Früchten, so dass sich letztlich auch über den gesamten Beobachtungszeitraum betrachtet ein relativ hoher Fruchtanteil am Nahrungsbudget ergab. Allerdings stellt sich die Frage, warum dann nicht auch in anderen in saisonalen Habitaten durchgeführten Studien höhere Frugivorie-Werte zu verzeichnen waren. So machten Früchte bei *T. pileatus* insgesamt nur 21,0% bzw. 24,0%, und Früchte und Samen zusammen bei *T. phayrei* nur 24,4% aus (Tab. 4.20). Hierfür mag z.T. ein Mangel an akzeptablen Früchten verantwortlich gewesen sein (STANFORD 1991), doch erscheint es unwahrscheinlich, dass *T. pileatus* bzw. *T. phayrei*

andernfalls tatsächlich nahezu doppelt so viele Früchte gefressen hätten. Die Saisonalität des Habitates mag daher zwar die Ausbildung einer Fruchtpräferenz begünstigen, weil Früchte, wie es zumindest in dieser Studie der Fall war, noch unregelmäßiger bzw. zeitlich begrenzter verfügbar sind als junge Blätter. Als Ursache für den vergleichsweise sehr großen Fruchtanteil von *Trachypithecus auratus* kommt sie dagegen nicht in Frage.

Zusammenfassend läßt sich der hohe Fruchtkonsum also auf mehrere Faktoren, d.h. in erster Linie auf das Fehlen syntoper Primatenarten und die spezielle Bedeutung von *Phyllanthus emblica* zurückführen, doch muß auch die Möglichkeit einer zumindest teilweise verdeckten Granivorie in Betracht gezogen werden.

Der Blattwerkanteil beider Fokusgruppen lag in einem auch bei anderen *Trachypithecus*-Vertretern gefundenen Bereich (s. Tab. 4.20). Da mature Blätter als minderwertigere Nahrung meist dann verzehrt werden, wenn bevorzugte Komponenten wie z.B. junge Blätter fehlen, erreicht ihr Anteil am Gesamtbudget v.a. in saisonalen Habitaten oft hohe Werte (s. z.B. *Trachypithecus pileatus* (STANFORD 1991) und *T. vetulus*). Im vorliegenden Fall hielt sich dieser mit 9,68% bzw. 15,48% noch in Grenzen, doch lag er deutlich über den von *T. auratus* in West-Java konsumierten Mengen. Gruppe B wiederum nahm davon mehr zu sich als Gruppe A, was v.a. auf den hohen Dezember-Wert (52,48% des Gesamtnahrungsverhaltens) zurückgeht (s. 4.3.3.3). In diesem Monat bot der Wald anscheinend kaum akzeptable junge Blätter und da die begehrte Fruchtquelle *Schleichera oleosa* für Gruppe B nur begrenzt zur Verfügung stand (s.o.), mußte sie auf mature Blätter ausweichen. Diese stammten zu 64,02% von Lianen, welche in der Regel einen geringeren Sekundärstoffgehalt aufweisen und daher leichter zu verdauen sind als andere Holzpflanzen (s.o., WATERMAN & KOOL 1994).

Die wenige Male zu beobachtende Geophagie ist auch von anderen Colobinen-Arten bzw. folivoren Primaten bekannt (KAY & DAVIES 1994; POLLOCK 1975), doch konnte ihre Funktion noch nicht zufriedenstellend geklärt werden. So gibt es einerseits Hinweise auf verdauungsregulatorische Effekte wie die Absorption von Sekundärstoffen und/oder eine mögliche antiazide Wirkung (FEENY 1969; HLADIK 1977; POIRIER 1970a), andererseits schien sie in einigen Fällen hauptsächlich der Zufuhr essentieller Mineralstoffe zu dienen (DAVIES & BAILLIE 1988; NAGY & MILTON 1979). Die beiden Faktoren müssen sich gegenseitig natürlich nicht ausschließen, so dass der Geophagie gleichzeitig physiologische als auch nutritive Bedeutung zukommen mag. Im Verlauf dieser Untersuchung trat sie allerdings so selten auf, dass sich die Zusammenhänge nicht weiter analysieren ließen.

Betrachtet man die Nahrungszusammensetzung auf Artebene, so ist *Trachypithecus auratus* in dieser Studie eindeutig als spezialisiert, d.h. selektiv anzusehen. Hierfür sprechen folgende Gründe:

1. Beide Gruppen ernährten sich zu mehr als bzw. nahezu 75% von nur zehn Futterpflanzenarten (s. Tab. 4.20). Dieser Wert wird annähernd noch von *Trachypithecus pileatus* (STANFORD 1991) erreicht bzw. von *T. vetulus* übertroffen. Dabei spielt natürlich der floristische Artenreichtum des Habitats eine ganz entscheidende Rolle, denn je weniger der Wald zu bieten hat, desto limitierter gestaltet sich zwangsläufig die Nahrungswahl. Daher muß zusätzlich berücksichtigt werden, wieviele Futterpflanzenarten jeweils überhaupt genutzt wurden. Vergleicht man die beiden *T. auratus* - Gruppen vor diesem Hintergrund mit anderen Colobinae (z.B. Gruppe 21 von KOOL, *T. geei* oder die von STANFORD 1991 untersuchte *T. pileatus* - Gruppe), so wird deutlich, dass sie sich in dieser Studie dennoch sehr gezielt von einigen wenigen Arten ernährten, obwohl ihnen potentiell wesentlich mehr genießbare Pflanzen zur Verfügung gestanden hätten.
2. Die im Habitat vorhandenen Pflanzenarten wurden nicht ihrer Verbreitung entsprechend genutzt. So kam z.B. der jeweils zweit- und dritt wichtigsten Spezies *Schoutenia ovata* und *Bridelia monaica* keine bzw. kaum eine Bedeutung in der Ernährung der Languren zu.
3. Schließlich weisen auch die Selektivitätswerte auf starke, z.T. saisonale Vorlieben für einige bestimmte Futterpflanzenarten hin.

Die ausgeprägte Spezialisierung ist z.T. sicherlich auf das während der Trockenzeit vorliegende eingeschränkte Nahrungsangebot zurückzuführen (s.u.), doch dürfte sie in erster Linie von einem weitaus wichtigeren Faktor bestimmt werden: der Pflanzenchemie (s. auch WATERMAN & KOOL 1994). Zwar wurden dazu keine Analysen durchgeführt, doch finden sich in der Literatur eine Reihe von Angaben über die Inhaltsstoffe verschiedener Spezies. Dabei fiel auf, dass zahlreiche der von den Languren bevorzugten Arten für ihre gesundheitsfördernde Wirkung beim Menschen bekannt sind. Neben *Phyllanthus emblica*, deren besondere Bedeutung oben bereits erwähnt wurde, gehört z.B. auch *Streblus asper* zu den medizinisch genutzten Pflanzen, die v.a. als Anti-Krebs- bzw. Anti-Malariamittel eingesetzt wird (SOSEF et al. 1998). Des Weiteren vermag der Saft ihrer Blätter einen neutralen pH-Wert aufrechtzuerhalten, weshalb sie in Asien als Zusatzfutter für Rinder herangezogen wird. *Lantana camara* hilft u.a. gegen Obstipation und Bronchitis, der Milchsaft der Gattung *Ficus* gegen Koliken und Diarrhö (DE PADUA et al. 1999). Die Schoten und Blätter von *Acacia leucophloea* sind besonders proteinreich (LEMMENS & WULIJARNI-SOETJIPTO 1991). Die im Habitat dritt wichtigste Art *Bridelia monaica* mieden die Languren vermutlich aufgrund darin enthaltener cyanogener Verbindungen (HEGNAUER 1989). Zur Phytochemie von *Schoutenia ovata* wurden keine Hinweise gefunden, die die Abneigung der Languren plausibel hätten erklären können, doch war diese Spezies bereits rein äußerlich als wenig geeignetes Futter einzustufen. So weisen ihre Blätter eine ledrige, dicht behaarte Oberflächenstruktur auf, und die Früchte sind von styro-

porartiger Konsistenz. Diese Bestandteile dürften daher, wenn auch nicht unbedingt schädlich, so doch zumindest äußerst ungenießbar gewesen sein.

#### 4.3.4.2 Saisonale Variation - gibt es einen Nahrungsengpaß?

Bisher wurde nur das Gesamtnährungsverhalten beleuchtet, doch ist es aufgrund der Saisonalität des Habitats auch von Interesse, was diese für die Nahrungsökologie der Languren bedeutet bzw. wie sie damit umgehen. Zunächst einmal haben die Ergebnisse der Phänologie-Analyse gezeigt, dass der Wald besonders in der zweiten Hälfte der Trockenzeit (von August bis Mitte Oktober 1999) insgesamt, d.h. von allen Phytophasen nur wenig bot, also ein genereller Vegetationsengpaß bestand. Nun war *Trachypithecus auratus* insofern davon betroffen, als ihnen weniger nutzbare Pflanzenarten zur Verfügung standen. Dafür spricht zum einen der bei beiden Gruppen in der Trockenzeit vorliegende geringere Diversitätsindex (4.3.3.3.2), zum anderen machten die jeweils fünf am häufigsten genutzten Spezies in den Trockenmonaten einen höheren Anteil am Gesamtbudget aus als in den Regenmonaten (vgl. Tab. 4.18 und 4.19). Unter einem schwerwiegenden Energie- bzw. Nährstoffmangel infolge qualitativ minderwertiger Nahrung hatten die Languren in der kargen Zeit aber offensichtlich nicht zu leiden. Da sie hier sogar weniger mature Blätter verzehrten als in der Regenzeit (s. 4.3.3.3.1), fanden sie anscheinend noch ausreichend Futter höherer Qualität wie Samen, Früchte und junge Blätter. Dabei kam einigen wenigen Arten wie *Albizzia lebbekoides*, *Phyllanthus emblica*, *Streblus asper* und *Ficus microcarpa* eine besondere Bedeutung zu. Letztere drei stellten als ganzjährig fruchtragende bzw. immergrüne Spezies vergleichsweise sichere Ressourcen dar.

Ein zeitweise auftretender Mangel an hochwertiger Nahrung sollte zudem Einfluß auf den Ernährungsaufwand haben, d.h. den Zeitanteil, der der Nahrungsaufnahme gewidmet wird (z.B. BENNETT 1986; MCKEY & WATERMAN 1982). Ein signifikanter Unterschied zwischen Trocken- und Regenzeit lag hier jedoch nur bei Gruppe A vor (s. Kap. 4.2), der außerdem, wie unter 4.3.3.4 erläutert wurde, auf den Konsum der 'behandlungsaufwendigen' *Albizzia lebbekoides* - Samen und *Phyllanthus emblica* - Früchte zurückzuführen war. Schließlich spiegeln sich ernährungsbedingte Engpässe oftmals in reproduktionsbiologischen Parametern wie saisonal begrenzten Paarungszeiten und damit verbundenen Geburten-'Peaks' wider. Darauf gab es in dieser Studie keine Hinweise. So wurden mit der Fortpflanzung in Zusammenhang stehende Aktivitäten wie das Aufforderungsverhalten der Weibchen (s. Kap. 4.5) und Kopulationen das ganze Jahr über beobachtet. Auch Geburten schienen nicht zu einer bestimmten, eng umgrenzten Zeit im Jahr, sondern ganzjährig stattzufinden. Die von den Fokusgruppen bekannten Geburten ereigneten sich in den Monaten Januar, März, April, Mai und Oktober (s. Tab 4.4 in Kap. 4.1). Beobachtungen an weiteren Gruppen zufolge gab es auch im Juni, Juli und Dezember Neugeborene. Geht man davon aus, dass der Energie- und Nährstoffbedarf der Weibchen in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft und am Anfang der Laktationsperiode besonders groß ist (ALTMANN 1983; DUNBAR 1988), so sollte



entweder die erste Hälfte der Schwangerschaft in die nahrungsökologisch ungünstigste Phase des Jahres (Juli/August - Mitte Oktober) fallen, wodurch mit einem Geburten-Maximum im Dezember zu rechnen wäre<sup>1</sup>, bzw. sollten in diesem kargen Zeitraum keine Geburten auftreten. Keine der beiden Annahmen wird durch die vorliegenden Daten gestützt; die 'Oktober-Kinder' der Fokusgruppen wurden sogar zu Beginn des Monats, also zum Höhepunkt der Trockenzeit geboren. Abschließend läßt sich also festhalten, dass die Languren durch den in der Trockenzeit vorherrschende Vegetationsengpaß zwar in der Nahrungswahl eingeschränkt, aber offensichtlich nicht mit einem gravierenden Energie- und Nährstoffmangel konfrontiert werden.

#### 4.3.4.3 Fazit

Die Ergebnisse dieser Studie präsentieren uns *Trachypithecus auratus* zum einen als eine sehr spezialisierte, d.h. wenige Futterpflanzenarten sowie Früchte und junge Blätter bevorzugende Primatenart. Zum anderen erwiesen sich die Languren aber auch als äußerst flexibel, was v.a. daran zu sehen war, dass sie bei fehlendem Angebot an 'hochrangigen' Komponenten ebenso mit weniger beliebter bzw. minderwertiger Kost zurechtkamen. Auch der von einem Monat zum anderen auftretende, scheinbar problemlose Wechsel von einer überwiegend folivoren zu einer ausgeprägt frugivoren Ernährungsweise spricht für eine große Anpassungsfähigkeit. *Trachypithecus auratus* ist daher weder als ausgesprochener Spezialist noch als anspruchsloser Generalist zu charakterisieren. Die einzelnen Aspekte der Ernährungsstrategie, wie die starke Konzentration auf bestimmte Futterpflanzen, die Fruchtpräferenz sowie der hohe Fruchtanteil am Nahrungsbudget lassen sich in ihrer Gesamtheit als Antwort auf die besonderen Habitatkonditionen verstehen. Wie v.a. der Vergleich mit den in West-Java untersuchten Populationen zeigt, ist *Trachypithecus auratus* in der Lage, sich den verschiedensten Gegebenheiten anzupassen, was u.a. auf der Flexibilität ihres Verdauungssystems beruht, das sie keineswegs auf eine überwiegend folivore Lebensweise einschränkt.

---

<sup>1</sup> Die Schwangerschaftsdauer von *Trachypithecus auratus* beträgt ca. 5,5 - 6 Monate (VOGT 1997).

### 4.3.5 Zwischenergebnis

1. *Trachypithecus auratus* ernährte sich bevorzugt von jungen Blättern und Früchten, wobei letzteren der Vorzug gegeben wurde. Die Fruchtpräferenz hängt mit der Saisonalität des Habitats zusammen, da Früchte zeitlich begrenzter zur Verfügung standen als junge Blätter und daher dem Angebot entsprechend verzehrt wurden. Der geringere Fruchtverbrauch von Gruppe B war auf einen temporären Mangel an *Phyllanthus emblica* und *Schleichera oleosa* zurückzuführen.
2. Die Fruchtpräferenz allein erklärt nicht den vergleichsweise hohen Anteil am Gesamtnahrungsbudget. Hierfür waren andere Faktoren wie das Fehlen syntoper Primatenarten, die besondere Bedeutung von *Phyllanthus emblica* als Wasserspeicher in der Trockenzeit und vermutlich ihrer Inhaltsstoffe wegen, verantwortlich. Möglicherweise wurden manche Früchte auch hauptsächlich der Samen wegen verzehrt.
3. Gruppe A ernährte sich von 50, Gruppe B von 46 Futterpflanzenarten, doch nutzten beide Gruppen nur wenige davon sehr intensiv. Die zehn am häufigsten konsumierten Spezies machten bei Gruppe A 77,25%, bei Gruppe B 71,86% der Gesamtnahrungsaufnahme aus. Diese Spezialisierung läßt sich nur bedingt mit der relativen Artenarmut des Habitats in Zusammenhang bringen. Dies traf allenfalls in der Trockenzeit zu. Es dürfte vielmehr die Phytochemie eine Rolle gespielt haben.
4. Der während der Trockenzeit auftretende generelle Vegetationsengpaß schränkte *Trachypithecus auratus* zwar in der Auswahl von Futterpflanzenspezies ein, doch fanden die Languren offensichtlich noch ausreichend hochwertige Nahrung, da sie weder auf mature Blätter ausweichen, noch den Ernährungsaufwand änderten. Da sie sich zudem das ganze Jahr über fortpflanzen, ist nicht anzunehmen, dass sie in der kargen Zeit einem gravierenden Energie- bzw. Nährstoffdefizit ausgesetzt sind.
5. Die Nahrungsstrategie von *Trachypithecus auratus* ist insgesamt als äußerst flexibel zu charakterisieren. Sie wird in erster Linie von Umweltfaktoren geprägt, woran sie sich mit Hilfe ihres besonderen Verdauungssystems scheinbar leicht anzupassen vermögen.

## 4.4 Nutzung des Habitats

### 4.4.1 Einleitung

Der auf LINNÉ zurückgehende, oft in synökologischem Sinne als Synonym zu Biotop gebrauchte Begriff 'Habitat' bezeichnet den Lebensraum einer Spezies samt der ihn charakterisierenden abiotischen und biotischen Faktoren (BICK 1998; KLOFT & GRUSCHWITZ 1988; TISCHLER 1993). Innerhalb des Habitats erstrecken viele Tierarten ihre Aktivitäten meist nicht über beliebig große Flächen, sondern nutzen im Verlauf eines Jahres ein oder mehrere umschriebene Areale, welche zusammen das Wohngebiet (auch Streif-, Heimat-, Aufenthaltsgebiet bzw. Aktionsraum, gleichbedeutend mit 'home-range') bilden (KLOFT & GRUSCHWITZ 1988). Unter Kerngebiet ('core area') wiederum versteht man diejenigen Bereiche innerhalb des 'home-range', die z.B. besondere Nahrungs- oder Schlafstellen bieten und daher stärker frequentiert werden als andere (FLEAGLE 1999). Wird das Wohngebiet gegen Nachbarn bzw. fremde Eindringlinge verteidigt, so wird es als Revier bzw. Territorium bezeichnet. Allerdings stimmen die hierzu vorliegenden Definitionen keineswegs überein (s. KAUFMANN 1983; MAHER & LOTT 1995) und immer mehr Autoren fordern eine Revision der Terminologie (z.B. MAHER & LOTT 1995; STANFORD 1991). In dieser Arbeit wird die in der Soziobiologie gängige Definition verwendet, wonach ein Territorium als derjenige Teil des Aktionsraumes eines Tieres bzw. einer Gruppe von Tieren anzusehen ist, der mit einigem Aufwand an Zeit, Energie und Verletzungsrisiko gegen Artgenossen abgegrenzt wird, um exklusive Nutzungsmöglichkeiten sicher zu stellen (VOLAND 2000; WILSON 1975). Tabelle 4.21 gibt einen Überblick über das oben erläuterte, den Standort einer Tierart im ökologischen Gesamtgefüge charakterisierende Begriffssystem.

Tab. 4.21: Begriffssystem zur Kennzeichnung des Standortes einer Tierart im Ökosystem.

Terminus	Definition	Synonyme
Habitat	die 'Adresse', der Lebensraum einer Tierart samt der ihn charakterisierenden abiotischen und biotischen Faktoren	Biotop (Synökologie)
Wohngebiet	Raum-Zeit-bezogener Aktivitätsbereich einer Tierart innerhalb des Habitats	Streif-, Heimat-, Aufenthaltsgebiet, Aktionsraum, 'home-range'
Kerngebiet	besonders stark frequentierte Bereiche des Wohngebietes	'core area'
Territorium	Wohngebiet bzw. Teilbereich davon, das/der mit einigem Aufwand an Zeit, Energie und Risiko gegen Artgenossen verteidigt wird	Revier

Größe und Nutzung des Wohngebietes werden in erster Linie von der Nahrungsökologie bzw. der damit in Zusammenhang stehenden Parameter beeinflusst (CLUTTON-BROCK 1977; DUNBAR 1988). Neben dem Energiebedarf, welcher zum einen vom jeweiligen artspezifischen Körpergewicht, zum anderen von der Gruppengröße abhängt, spielt vor allem die Ernährungsweise bzw. die Qualität sowie räumliche und zeitliche Verfügbarkeit der bevorzugten Nahrung eine entscheidende Rolle.

So legen z.B. frugivore Primaten in der Regel pro Tag weitere Entfernungen zurück und verfügen über größere 'home-ranges' als folivore Arten, da Früchte meist weniger gleichmäßig und in geringeren Mengen im Habitat verteilt sind als Blätter. Auch die 'Substratnische' ist zu berücksichtigen, denn da sich terrestrische Spezies nur im zweidimensionalen Raum bewegen, müssen sie, um genügend Nahrung zu finden, weitere Flächen ablaufen als arboricole und besetzen daher vergleichsweise große Wohngebiete. Wanderverhalten und Gebietsnutzung werden jedoch nicht ausschließlich von ernährungsrelevanten Faktoren, sondern z.B. auch von Wetterbedingungen (z.B. MCKEY & WATERMAN 1982), Position von Schlafplätzen (z.B. BENNETT 1983) oder Interaktionen mit angrenzenden Gruppen (z.B. CHIVERS 1969; STRUHSAKER 1975) bestimmt.

In diesem Kapitel werden die Größe der Wohngebiete, deren räumliche und zeitliche Nutzung sowie das Wanderverhalten der Languren untersucht werden. Des Weiteren wird der Überlappungsgrad aneinander grenzender 'home-ranges' ermittelt und analysiert werden, ob sich die Wohngebiete ökonomisch verteidigen ließen.

## **4.4.2 Material und Methoden**

### **4.4.2.1 Material**

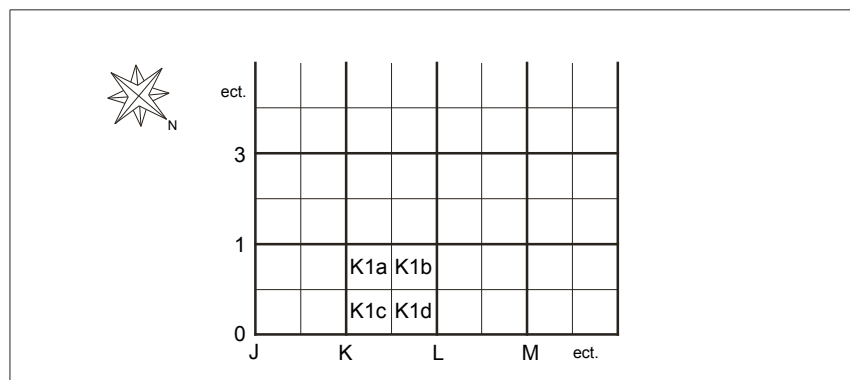
Für die Geländevermessung und -kartierung wurde folgendes Material benötigt: Machete, GPS-Gerät (MAGELLAN 2000 XL), Kompaß (RECTA TURBO 20), ein 50m-Maßband, ca. 1,50m lange Holzstöcke, farblich gut sichtbare Klebebänder, ca. 10x10 cm große Plastikschilder, Nägel, Hammer, wasserfeste Stifte.

### **4.4.2.2 Methoden**

Als Wohngebiet definieren verschiedene Autoren (z.B. NEWTON 1984; STANFORD 1991; STRUHSAKER 1975) die kumulative Summe aller je von einer Gruppe betretenen Quadrate. Die errechnete Größe des Wohngebietes ist damit von der Länge der Studie und von der Größe der Planquadrate abhängig. Ein Jahr wird im allgemeinen als ausreichend betrachtet, um die zu untersuchende Gruppe in allen Regionen ihres Wohngebietes mindestens einmal antreffen zu können. Da deren Aktionsbereich zu Beginn der Studie meist noch nicht absehbar ist, empfiehlt es sich, die Vermessung mit etwas größeren Quadraten zu beginnen und diese erst im Nachhinein noch weiter zu unterteilen. Bei vielen Studien an asiatischen Languren wurde eine Kantenlänge von 50 oder 25 Metern gewählt (z.B. BECKWITH 1995; HARDY 1988; KOOL 1989). In dieser Arbeit wurden zunächst 50x50m-Quadrate verwendet und später, nachdem die Wohngebiete vollständig erfaßt worden waren, verkleinert, d.h. in je vier 25x25m-Parzellen zerlegt.

Die Achsen des Koordinatennetzes wurden der leichteren Orientierung wegen nicht in Nord-Süd- bzw. West-Ost-Richtung, sondern parallel zur Küstenlinie und senkrecht dazu ausgerichtet und verliefen damit in 140° südöstlicher und 230° südwestlicher Richtung. Die horizontalen, d.h. 140°-

er Linien wurden mit Zahlen, die vertikalen bzw. 230°-er Linien mit Buchstaben versehen. Ausgehend von der Null-Linie wurden mit Hilfe von Kompaß und Maßband alle 50 Meter ein Meßpunkt bestimmt und mit einem ca. 1,50m langem Holzstock markiert. Jeder Meßpunkt erhielt einen Buchstaben-Zahlen-Code (z.B. K0, K1, K2 etc.) und kennzeichnete die obere linke, d.h. die südliche Ecke des zugehörigen 50x50m-Planquadrates. Der Code wurde auf zwei Klebebänder geschrieben, wovon eines an dem Holzpflock, das andere an dem nächst stehenden größeren Baum angebracht wurde. Diese Doppelsicherung wurde deshalb vorgenommen, da die Stöcke zwar den genauen Meßpunkt markierten, doch evtl. aus der Verankerung gerissen werden konnten (Sturm, vorbeilaufende Tiere) und die größeren Bäume aus weiter Entfernung leichter auszumachen waren, wodurch eine sehr weiträumige Orientierung ermöglicht wurde. Die später abgemessenen 'Sub-', d.h. 25x25m-Quadrate erhielten zusätzlich zum Hauptcode die Kleinbuchstaben a (oben links), b (oben rechts), c (unten links) und d (unten rechts). Die im Ergebnisteil abgebildeten Koordinatennetze sind damit folgendermaßen zu lesen (demonstriert am Bsp. von K1):



Alle Quadratangaben im Ergebnisteil beziehen sich auf die 25x25m-Parzellen.

Schließlich wurde unter Verwendung des Programmes COREL DRAW 8.0 eine Karte des Studiengebietes angefertigt (Maßstab 1:1000), in die das Koordinatensystem übertragen und zudem markante Punkte wie z.B. Futterbäume, Felsen, Schluchtkanten etc. eingezeichnet wurden. Die Position bzw. der Verlauf dieser Strukturen wurde mit Hilfe von Kompaß und Maßband ausgemessen oder per GPS bestimmt.

Die Wohngebietsausnutzung durch die Languren wurde mittels des 'scan-sampling' erfasst (s. Kap. 2.2). In die Datenanalyse gingen alle individuellen Positionen der Gruppenmitglieder (auch die der Jungtiere, sofern sie zum Zeitpunkt der Datenaufnahme nicht von einem Weibchen getragen wurden) ein. In manchen Studien (z.B. PODZUWEIT 1994) wurde ein Quadrat pro 'scan' nur einmal aufgenommen, auch wenn sich darin gerade mehrere Tiere aufhielten. In dieser Arbeit jedoch wurde ein Quadrat seiner Nutzungshäufigkeit entsprechend gewertet, d.h. wenn sich darin bei einem 10-Minuten-'scan' z.B. drei (in die Datenaufnahme mit eingehende) Languren befanden,

so wurde das Quadrat damit drei- und nicht nur einmal benutzt. In Gruppe A ergaben sich über den gesamten Beobachtungszeitraum 22912 individuellen Positionen, in Gruppe B 20671.

Die Nutzungsdiversität wurde über den SHANNON-Index (PIELOU 1966, 1969) berechnet:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad \text{mit} \quad \begin{array}{l} H': \text{ Nutzungsdiversität (Shannon-Index)} \\ S: \text{ Gesamtzahl aller Aufenthalte} \\ p_i: \text{ Rel. Nutzungshäufigkeit eines Quadrates (prozentualer Anteil} \\ \text{ der in Quadrat } i \text{ registrierten Aufenthalte an der Gesamtzahl} \\ \text{ aller Aufenthalte)} \\ \ln: \text{ natürlicher Logarithmus} \end{array}$$

Am Abend eines jeden 'scan-sampling'-Tages wurde die Wanderroute der Gruppe von Hand in die Karte eingetragen und mittels eines Kartenmessers deren Länge ermittelt.

Da die Datenaufnahme nicht an jedem 'scan-sampling'-Tag über einen konstanten Zeitraum erfolgte (s. Anhang III), basieren die Angaben zu der Anzahl der pro Tag betretenen Quadrate, zurückgelegten Tagesstrecken sowie statistische Tests auf den zwischen 7:00h und 17:50h vorliegenden Daten, d.h. bei Gruppe A auf insgesamt 54, bei Gruppe B 52 'scan-sampling'-Tagen. Zum Vergleich von Regen- und Trockenzeit s. Kap. 4.2.2.

### 4.4.3 Ergebnisse

#### 4.4.3.1 Lage und Größe des Wohngebietes

Abbildung 4.21a zeigt die Lage der beiden Wohngebiete im Untersuchungsgebiet. Der 'home-range' von Gruppe A hatte eine annähernd rechteckige Form mit einer maximalen Ausdehnung von ca. 650 m Länge und ca. 350 m Breite. Das Wohngebiet von Gruppe B befand sich südöstlich von Gruppe A und erstreckte sich über eine Länge von maximal 500 m und eine Breite von ca. 350 m im Nordosten bzw. ca. 110 m im Südwesten. Zur Überlappung, auch mit den 'home-ranges' weiterer benachbarter Langurengruppen siehe Abschnitt 4.4.3.4.

Im Laufe der Studienzeit betrat Gruppe A insgesamt 278 verschiedene Planquadrate à 25 x 25 m (s. Abb. 4.21b), woraus sich eine Wohngebietsgröße von 17,37 ha errechnet. Knapp ein Drittel (90 Quadrate bzw. 5,62 ha) davon entfiel auf den Savannenbereich. Gruppe B wurde auf 159 Quadraten registriert (Abb. 4.21c) und besetzte damit eine Fläche von 9,94 ha. Ihr Wohngebiet bestand nur zu gut einem Viertel (42 Parzellen bzw. 2,62 ha) aus Savanne.

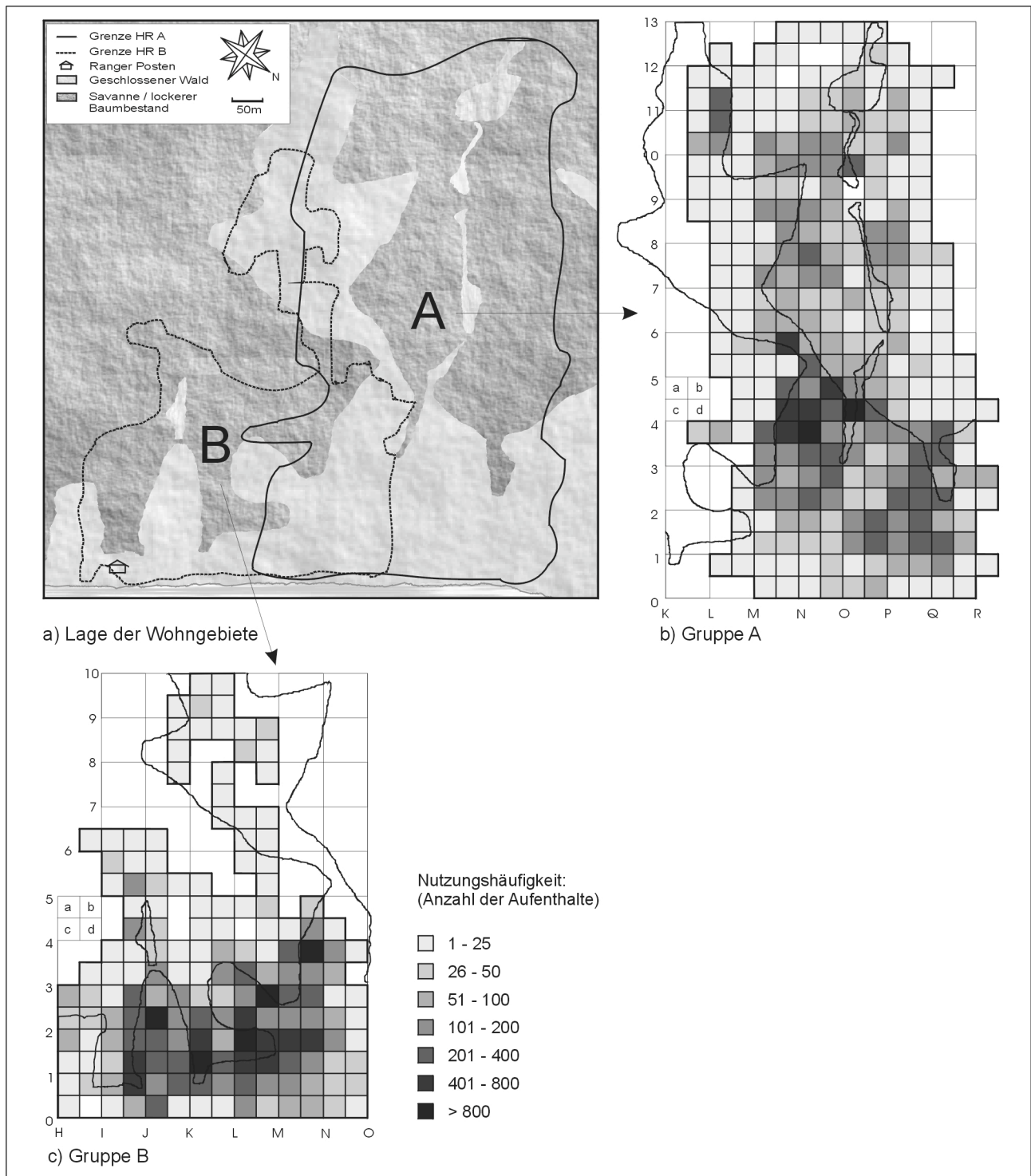


Abb. 4.21: Lage, Größe und Nutzungshäufigkeit der Wohngebiete beider Studiengruppen. Am Bsp. von K5 (Gruppe A) bzw. H5 (Gruppe B) ist noch einmal die Bezeichnung der 25x25m-Quadrate dargestellt.

Betrachtet man den sich mit fortschreitender Studiendauer ergebenden Verlauf der kumulativen Anzahl genutzter Quadrate (Abb. 4.22), so ist festzustellen, dass das Ausmaß der Wohngebiete nach einer Beobachtungszeit von sechs Monaten (bzw. 30 Tagen) zum größten Teil erfasst worden war. Gruppe A hatte bis einschließlich Dezember 1999 267 bzw. 96,04% der 278 Parzellen, Gruppe B bis einschließlich Januar 2000 148 bzw. 93,08% der 159 Quadrate betreten. Im Gegensatz zu dem relativ gleichmäßig verlaufenden Gebietszuwachs bei Gruppe A zeigt der Kurvenver-

lauf von Gruppe B erst ab November 1999 einen deutlichen Anstieg in der Anzahl genutzter Quadrate. War die Gruppe bis einschließlich Oktober auf 55 verschiedenen Parzellen registriert worden, so kamen allein im November 51 weitere hinzu. Im September und Oktober 1999 waren dagegen im Vergleich zum jeweiligen Vormonat nur sechs bzw. vier neue Parzellen betreten worden. Wie im nächsten Abschnitt (4.4.3.2) zu sehen sein wird, unternahm Gruppe B im November 1999 einen einmaligen 'Ausflug' in das südwestliche, d.h. oberhalb der horizontalen Linie Nr. 5 gelegene Gebiet ihres 'home-range', das sie bis dahin noch nicht betreten hatte.

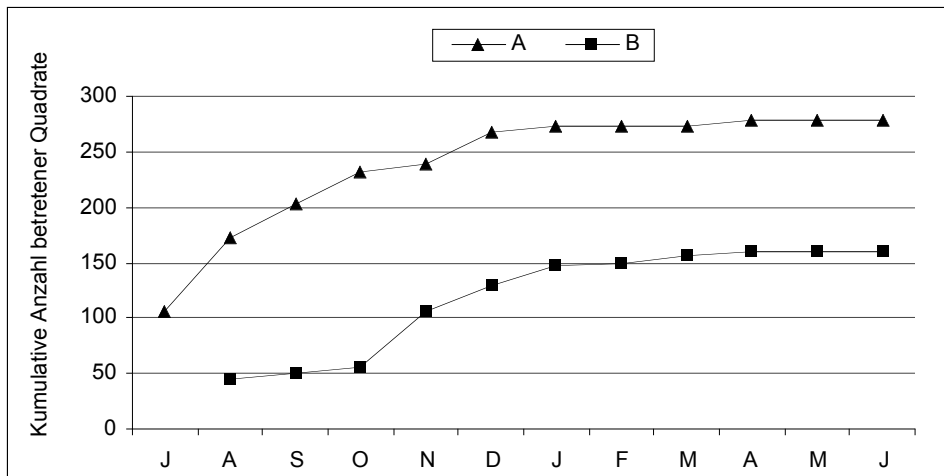


Abb. 4.22: Kumulative Anzahl genutzter 25x25m-Quadrate im Laufe der Beobachtungszeit.

#### 4.4.3.2 Nutzung

##### 4.4.3.2.1 Flächen

Die unterschiedliche Schattierung der Quadrate in Abbildung 4.21b und c weist darauf hin, dass die Languren ihr Wohngebiet nicht einheitlich nutzten. Aufgrund der großen Spannweite von Häufigkeiten, womit die einzelnen Planquadrate betreten worden waren (sie reichte bei Gruppe A von ein- bis 976mal, bei Gruppe B von ein- bis 1189mal), sowie der Tatsache, dass mit bloßem Auge nur eine begrenzte Anzahl von Grautönen differenziert werden kann, mußte für eine anschauliche Darstellung der Nutzungsfrequenz eine sinnvolle Abstufung gefunden werden. Die Einteilung in die vorliegenden sieben Kategorien erwies sich dabei als angebracht. Bedingt durch die hohe Parzellenzahl ergaben sich bezogen auf die Summe aller im Laufe der Beobachtungszeit registrierten individuellen Quadrat-Nutzungen (Gruppe A: 22912; Gruppe B: 20671) auch für stark frequentierte Bereiche relativ kleine Werte, weshalb anstelle von Prozentzahlen die aussagekräftigeren Absolutwerte angegeben wurden.

Bei gleichmäßiger Nutzung hätte Gruppe A jedes Quadrat im Schnitt ca. 82mal ( $22912/278$ ), Gruppe B jedes Quadrat ca. 130mal ( $20671/159$ ) aufgesucht. Tatsächlich jedoch wurden die meisten Flächen eher selten betreten. Eine unterdurchschnittliche Nutzungsrate lag bei Gruppe A für 192 der Quadrate (69,06%) vor. 114 davon wurden maximal 25mal, weitere 50 maximal 50mal



besucht. 34 (38,02%) der 192 Quadrate waren sogenannte 'Savannenquadrate'. Mehr als 200 Aufenthalte wurden für insgesamt 32 Parzellen (11,51%) registriert. Hier verbrachten die Languren 50,50% der Beobachtungszeit. Die stark frequentierten Bereiche, die eine Fläche von 2 ha umfassen, konzentrierten sich im wesentlichen auf je ein Kerngebiet im Norden und Nordosten des 'home-range' von Gruppe A (s. Abb. 4.21b). Am häufigsten wurden die beiden Planquadrate N4a (973mal) und O5c (851mal) benutzt. In letzterem verbrachten die Languren die meisten aller 'Individuellen Ruhe-Einheiten' (IRE) (8,60% des Ruheverhaltens). Wie der Abbildung zu entnehmen ist, verläuft durch das Quadrat eine Felskante, die zahlreiche Nischen aufwies, in die sich die Tiere v.a. während der Trockenzeit gerne zurückzogen. Des weiteren befand sich in O5c ein großes Exemplar von *Ficus microcarpa*, dessen ausladende, breite Äste zum einen offensichtlich sehr bequeme Ruheplätze (s. Abb. 4.23), zum anderen genug Raum für die ganze Gruppe boten, so dass Gruppe A hier ebenfalls häufig ihre Ruhepausen verbrachte.



Abb. 4.23: Dicke Äste waren begehrte Ruheplätze.

Trug der Baum junge Blätter, dann wurde er zudem auch als Futterquelle genutzt. So fanden 2,12% der gesamten Nahrungsaufnahme von Gruppe A in O5c statt, das damit das sechswichtigste 'Futterquadrat' war. N4a war das zweitwichtigste Freß- (3,74% aller 'Individuellen Nahrungsaufnahme-Einheiten' = INAE) und Ruhequadrat (6,42% aller IRE). In diesem Bereich des Wohngebietes stand ein großer *Ficus glabella* Baum, der den Languren sowohl als Rastplatz als - während der Fruchtzeit - auch als Nahrungsbaum diente. Die meisten Nahrungsaufnahme-Beobachtungen (3,77% aller INAE) entfielen auf das Planquadrat M6b, dem Standort desjenigen *Albizia lebbekoides* - Exemplares, wovon Gruppe A im Juli und August 1999 große Mengen an Samen zu sich nahm.

Die Nutzungshäufigkeit des 'home-range' von Gruppe B kennzeichnet nahezu den gesamten nord-nordöstlichen Bereich als ein stark frequentiertes Gebiet (Abb. 4.21c). Insgesamt wurden 31 Areale (19,50% des 'home-range') mehr als 200mal betreten, was einer Fläche von 1,94 ha entspricht. Die Gruppe verbrachte auf den 31 Parzellen 71,03% der gesamten Beobachtungszeit. Besonders beliebt waren die Planquadrate J3c (1189 Aufenthalte) und K2c (1015 Aufenthalte), was wie bei Gruppe A auf das Vorkommen bestimmter, für die Languren offensichtlich wichtiger Strukturen zurückzuführen ist. So standen in J3c drei mächtige *Ficus microcarpa* - Bäume, die den Tieren zeitweise nicht nur junge Blätter und Früchte boten, sondern auch komfortable Raststätten abgaben. Oft blieben die Languren nach einer ausgiebigen Mahlzeit gleich an ihrer letzten Futterposition innerhalb des Baumes sitzen und hielten einen Verdauungsschlaf. So verbrachte die Gruppe (noch während der Habitationsphase) eines Tages einmal acht Stunden ununterbrochen in einem der drei Feigenbäume. J3c stellte das wichtigste Futter- (4,96% aller INAE) und viertwichtigste Ruhequadrat (7,85% aller IRE) dar. K2c war das Pendant zu O5c der Gruppe A. Wie jenes enthielt K2c eine Felsenwand, die besonders viele Spalten und sogar kleine Höhlen aufwies - optimale Rastplätze v.a. in der Trockenzeit. In diesem Quadrat wurde im Vergleich zu den anderen Bereichen im Wohngebiet am meisten geruht (7,85% aller IRE). Eine unterdurchschnittliche Frequenzrate von weniger als 130 Aufenthalten lag für 110 der 159 Parzellen (69,18%) vor. Davon wurden 67 maximal 25mal, weitere 23 maximal 50mal genutzt. 42 (26,41%) der 110 unterdurchschnittlich betretenen Flächen enthielten Savannenvegetation.

Analysiert man die Anzahl der täglich aufgesuchten Quadrate, so zeigt sich eine erhebliche Variationsbreite, die bei Gruppe A einer Fläche von 0,94 ha (15 Quadrate) bis 3 ha (48 Quadrate), bei Gruppe B einer Fläche von 0,81 ha (13 Quadrate) bis 2,25 ha (36 Quadrate) entsprach. Im Mittel nutzte Gruppe A pro Beobachtungstag 2 ha (32,03 Parzellen), Gruppe B 1,43 ha (22,93 Parzellen). Die Anzahl der pro Tag betretenen Quadrate war bei Gruppe A positiv mit dem Anteil junger Blätter am täglichen Nahrungsbudget korreliert (SPEARMAN-Rangkorrelation:  $n = 54$ ;  $r_s = 0,3790$ ;  $p = 0,0047$ ). Bei Gruppe B dagegen ließ sich hierfür ein negativer Zusammenhang feststellen ( $n = 52$ ;  $r_s = -0,3382$ ;  $p = 0,0142$ ), während ein positiver Bezug zum Anteil maturer Blätter ( $r_s = 0,3294$ ;  $p = 0,0171$ ) und zum Fruchtanteil ( $r_s = 0,3712$ ;  $p = 0,0067$ ) bestand. Diese Zusammenhänge zwischen Ernährungsweise und Quadratnutzung lassen sich erst in Kenntnis des Wanderverhaltens entsprechend interpretieren und werden daher im Abschnitt 4.4.3.3 noch einmal aufgegriffen.

Die Zahl der von den Languren gleichzeitig, d.h. pro 'scan' besetzten Quadrate kann einen Hinweis auf den räumlichen Bezug der Gruppe geben. Die Mitglieder von Gruppe A verteilten sich im Mittel auf 1,67 Quadrate bzw. 1043,75 m<sup>2</sup>, die von Gruppe B auf 1,58 Quadrate bzw. 987,5 m<sup>2</sup>. Wie aus Abbildung 4.24 ersichtlich, hielten sich die Tiere zu den meisten Stichzeiten (Gruppe A: 47,87% der 'scans', Gruppe B: 53,01% der 'scans') in nur einem Quadrat auf. Dazu muß angemerkt wer-

den, dass aufgrund der Sichtbedingungen im Freiland diejenigen Mitglieder, die sich etwas abseits der Gruppe befanden, sicherlich nicht immer wahrgenommen werden konnten, doch war die Beobachterin bemüht, bei jedem 'scan' nicht nur den Kern der Gruppe sondern auch Nachzügler zu erfassen.

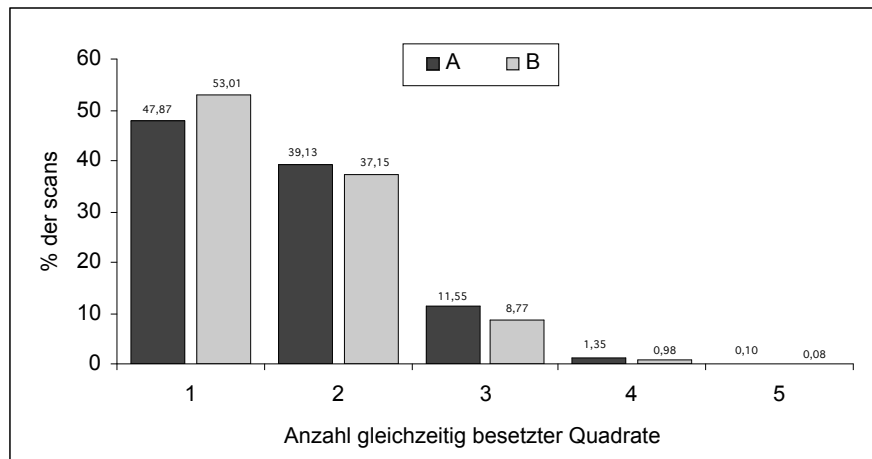


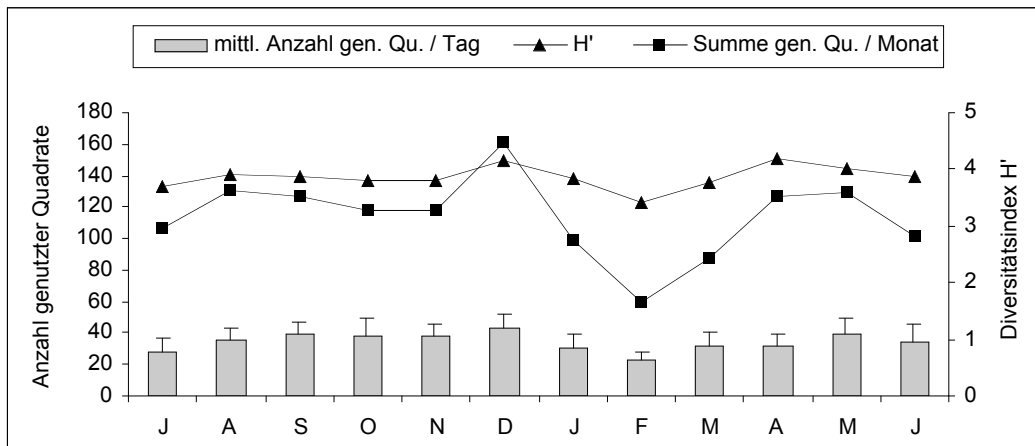
Abb. 4.24: Anzahl der von den Studiengruppen pro 'scan' besetzten Quadrate.

Im Tagesverlauf ließen sich in Zusammenhang mit der jeweils vorherrschenden Hauptaktivität insofern Unterschiede in der Verteilung der Gruppenmitglieder erkennen, als sie während des Fougrierens weiter verstreut waren als zur mittäglichen Ruhepause. So besetzte Gruppe A während der Hauptfresszeiten zwischen 7:00h und 11:00h und 14:00h und 18:00h im Mittel 1,70 Quadrate/'scan' (1062,50 m<sup>2</sup>), mittags zwischen 11:00h und 14:00h dagegen nur 1,58 Quadrate (987,50 m<sup>2</sup>; MANN-WHITNEY-U-Test:  $U = 1406399,5$ ;  $n_1=2860$ ;  $n_2=1079$ ;  $p < 0,0001$ ). Gruppe B verteilte sich während der Nahrungsaufnahme auf durchschnittlich 1,65 Parzellen (1031,25 m<sup>2</sup>) und mittags auf 1,41 Parzellen (881,25 m<sup>2</sup>;  $U = 1057456$ ;  $n_1=2623$ ;  $n_2=988$ ;  $p < 0,0001$ ).

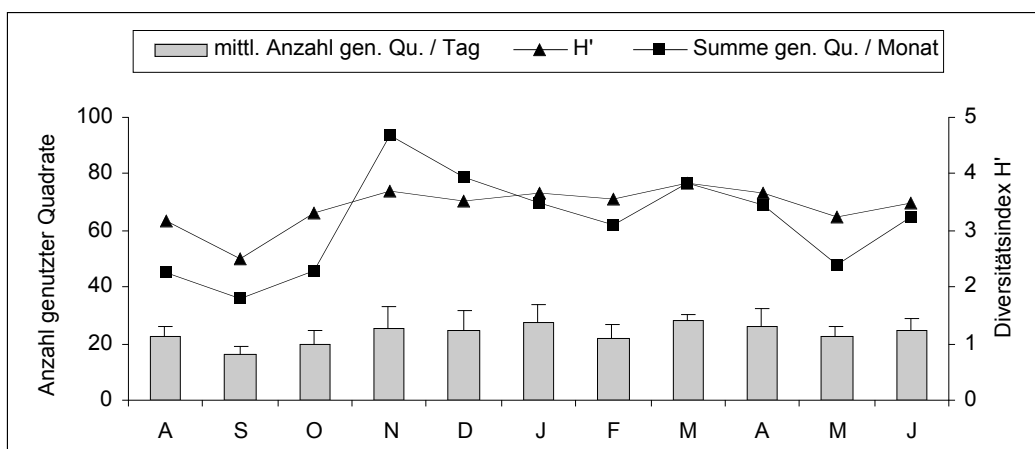
Obige Befunde können allerdings nur einen Anhaltspunkt für den Dispersionsgrad der Gruppen geben, doch lassen sich daraus keine Rückschlüsse auf die tatsächlich genutzte Fläche bzw. Abstände zwischen den Tieren ziehen. Selbst drei und vier gleichzeitige Quadratnennungen müssen nicht bedeuten, dass die Gruppe weit auseinandergezogen war, da sich die Tiere in den aneinandergrenzenden Randbereichen der verschiedenen Parzellen aufgehalten haben könnten. Erst ab einer Anzahl von fünf Quadraten ist sicher, dass es mindestens zwei Gruppenmitglieder gab, die 25 Meter oder weiter voneinander entfernt waren. Dies traf bei Gruppe A in 0,10%, bei Gruppe B in 0,08% der 'scans' zu (s. Abb. 4.24).

#### 4.4.3.2 Monatliche Variation in der Nutzung der Planquadrate

Zwischen den Beobachtungsmonaten waren deutliche Unterschiede in der Nutzung der Wohngebiete zu erkennen. Abbildung 4.25 zeigt die Gesamtzahl der pro Monat besetzten Quadrate, den Diversitätsindex, der neben der Quadratanzahl auch die Verteilung der Nutzungshäufigkeiten berücksichtigt, sowie die mittlere Anzahl der täglich besuchten Parzellen (Säulen).



a) Gruppe A



b) Gruppe B

Abb. 4.25: Monatliche Variation in der Nutzung der Quadrate beider Studiengruppen. Neben der mittleren Anzahl täglich genutzter Quadrate sind die Gesamtzahl der pro Monat betretenen Quadrate sowie der Diversitätsindex angegeben.

Am meisten Quadrate, d.h. insgesamt 161 (10,06 ha) besuchte Gruppe A im Dezember 1999, am wenigsten mit insgesamt 59 (3,69 ha) im Februar 2000. Der Kurvenverlauf des Diversitätsindex folgt, wenn auch nicht mit derselben Intensität, mit Ausnahme von Mai 2000 den Tendenzen der monatlichen Gesamtzahl besetzter Quadrate, was darauf hinweist, dass zwischen den Monaten generell keine großen Schwankungen in der Verteilung der Nutzungshäufigkeiten auftraten. Sein Minimum lag mit einem Wert von 3,43 ebenfalls im Februar, das Maximum allerdings nicht im Dezember, sondern mit 4,21 im April 2000. Im direkten Vergleich dieser beiden Monate wurde der

'home-range' im April also gleichmäßiger genutzt als im Dezember. Betrachtet man die mittlere Anzahl der täglich betretenen Quadrate, so stimmt diese nicht immer mit dem Verlauf der monatlichen Gesamtzahl überein. So wurden im September insgesamt weniger Parzellen aufgesucht als im Vormonat (127 versus 130 im August), doch im Schnitt pro Tag ca. fünf Quadrate mehr betreten (39,80 versus 35 im August). Letzteres kann entweder bedeuten, dass sich die Gruppenmitglieder im September weiter voneinander entfernt aufhielten (z.B. bei der Nahrungssuche) oder aber größere Distanzen pro Tag zurücklegten als im August. Wie die Ergebnisse des Wanderverhaltens noch zeigen werden (s. 4.4.3.3), wurde im September tatsächlich mehr gewandert. Die Befunde zur Quadratnutzung lassen sich nun so verstehen, dass Gruppe A im September öfter dieselben Bereiche innerhalb des 'home-range' aufsuchte als im August. Das gleiche gilt für März 2000 im Vergleich zum darauffolgenden April. Im April wurden insgesamt wesentlich mehr Quadrate benutzt (127 versus 88 im März), doch blieb die Anzahl der täglich besetzten gleich (im Mittel 31,80). Demnach besuchten die Languren im April mehr verschiedene Regionen innerhalb ihres Wohngebietes, während sie sich im März eher im Kreise bewegten.

Bei Gruppe B schwankte die Anzahl der pro Monat aufgesuchten Parzellen zwischen 36 (2,25 ha) im September und 94 (5,87 ha) im November 1999. Die geringste Nutzungsdiversität war mit einem Wert von 2,48 ebenfalls im September zu verzeichnen, das Maximum lag im März 2000 (3,82). In diesem Monat wurde das Wohngebiet also etwas gleichmäßiger genutzt als in allen anderen Monaten mit einer gleich hohen (d.h. 77) bzw. höheren Gesamtquadratzahl (i.e. November (94) und Dezember 1999 (79)). Generell traten aber wie bei Gruppe A keine sehr starken Unterschiede in der relativen Verteilung der Nutzungsfrequenzen zwischen den Monaten auf, was an den mit Ausnahme von Januar 2000 tendenziell gleichen Kurvenverläufen von Diversitätsindex und Gesamtzahl zu sehen ist. Am meisten Quadrate pro Tag wurden im März betreten. Hier war die Gruppe im Mittel auf 28,20 Parzellen anzutreffen, was einem Areal von 1,76 ha entspricht. Die geringste tägliche Flächennutzung wurde im September registriert, als die Gruppe durchschnittlich nur 16,20 Quadrate bzw. 1,01 ha/Tag in Anspruch nahm. Eine gegensätzliche Tendenz von monatlicher und täglicher Anzahl benutzter Quadrate ist im Januar gegeben. Hier betrat Gruppe B insgesamt weniger (70 versus 79), doch pro Tag mehr Quadrate (27,60 versus 24,60) als im Vormonat. Da im Januar aber nicht weiter gewandert, sondern sogar kürzere Tagesdistanzen zurückgelegt wurden als im Dezember (s. 4.4.3.3), waren die Languren im Januar also über eine größere Fläche verteilt, was wiederum mit der Gruppengröße zusammenhängt: Wie in Kapitel 4.1 erläutert wurde, nahm die Anzahl der Mitglieder von Gruppe B im Laufe der Beobachtungszeit zu. Sie enthielt im Januar zwei erwachsene Individuen mehr als im Dezember und beanspruchte damit insgesamt etwas mehr Raum als vorher.

Vergleicht man die beiden Jahreszeiten, so war bei Gruppe A kein signifikanter Unterschied in der Anzahl pro Tag genutzter Quadrate festzustellen (mittlere tägliche Quadratnutzung in der Regenzeit: 33,03; Trockenzeit: 33,32; MANN-WHITNEY-U-Test:  $U = 343$ ;  $n_1 = 32$ ;  $n_2 = 22$ ;  $p = 0,8740$ ). Gruppe B dagegen besetzte in der Regenzeit mit im Mittel 24,56 Quadraten vier Parzellen mehr pro Tag als in der Trockenzeit (20,10;  $U = 172$ ;  $n_1 = 34$ ;  $n_2 = 19$ ;  $p = 0,0049$ ), was einer Fläche von 0,25 ha entspricht. Für die im Mittel zurückgelegten Tagesdistanzen ließ sich jedoch kein signifikanter saisonaler Unterschied nachweisen (s. 4.4.3.3), d.h. die in der Regenzeit vorliegende größere Flächennutzung deutet wieder auf einen größeren Platzanspruch der Gruppe hin. Dieser Befund läßt sich mit der bereits erwähnten Veränderung der Gruppengröße erklären. Betrachtet man noch einmal Abbildung 4.25b, so fällt auf, dass die geringere tägliche Quadratnutzung der Trockenzeit v.a. auf die drei Trockenmonate August (im Mittel 22,20 Parzellen/Tag), September (16,40) und Oktober 1999 (20) zurückzuführen ist (der vierte, ebenfalls zur Trockenzeit gehörende Monat Juni 2000 entspricht mit im Schnitt 23,56 Qu./Tag fast der mittleren täglichen Quadratnutzung der Regenzeit). Nun bestand Gruppe B von August bis einschließlich Oktober 1999 aus nur sieben Mitgliedern, während sie in der Regenzeit im Mittel 9,14, also zwei Individuen mehr umfaßte.

Abbildung 4.26 und 4.27 zeigen, welche Bereiche der Wohngebiete pro Monat jeweils genutzt wurden. Bei Gruppe A fällt vor allem der Monat Februar auf, in dem sich die Languren (an den fünf Beobachtungstagen) im Gegensatz zu allen anderen Monaten nur im nordöstlichen Teil ihres 'home-range' aufhielten. Hier spielt mit Sicherheit die Nahrungsökologie eine Rolle, denn in diesem Monat ernährten sich die Languren zu zwei Drittel von *Grewia koordersiana* (s. 4.3), die nahezu ausschließlich im Nordosten des Studiengebietes, d.h. unterhalb der Linie Nr. 5 wuchs. Des Weiteren ist zu erkennen, dass der links (= östlich-südöstlich) der M-Linie gelegene Bereich (mit Ausnahme des Quadrates L7b im April) ab Januar 2000 nicht mehr benutzt wurde, was evtl. mit dem Männchenwechsel in Verbindung gebracht werden kann. Möglicherweise enthielt dieser Bereich keine für die Weibchen interessanten Nahrungsressourcen und war bis dahin nur im Interesse des früheren Haremshalters aufgesucht worden (s. dazu die Ausführungen zur Gruppenführung unter 4.4.3.3.3).

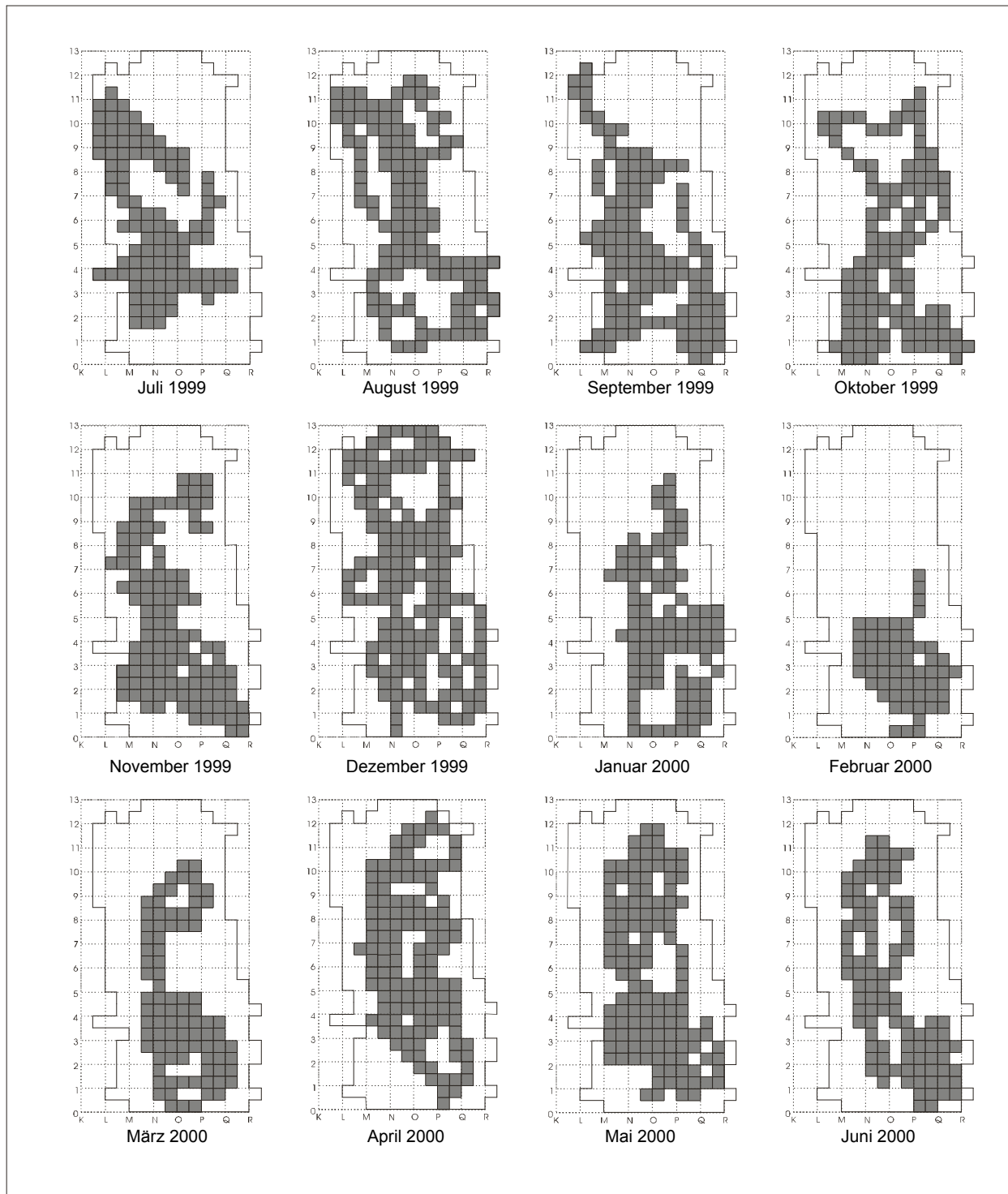


Abb. 4.26: Gruppe A: Monatliche Variation in der Nutzung des Wohngebietes.

Bei Gruppe B sticht zunächst die bereits besprochene kleine Wohngebietsgröße der ersten drei Beobachtungsmonate hervor (Abb. 4.27). Erst ab November begann Gruppe B zu expandieren, was damit anfang, dass sie am 16.11.99, dem zweiten der fünf 'scan-sampling'-Tage, in den Südwesten des Studiengebietes vordrang, wo sie sich den ganzen Tag aufhielt und erst abends wieder in 'vertrautes' Gelände, d.h. in die Region unterhalb von Linie 5 zurückkehrte. Am nächsten

Tag wanderte sie dann entlang der 5er-Linie gen Südosten bis nach H7d. Diese Bereiche wurden in der Folgezeit, abgesehen von einigen wenigen Quadraten im März 2000, nicht mehr betreten. Die Wanderungen im November wurden offensichtlich nicht von einem speziellen Futterangebot bestimmt, denn zum einem war die in diesem Monat am meisten verzehrte Pflanzenart *Grewia koordersiana* (s. Kap. 4.3) (zu deren Verbreitung s. obige Ausführungen bei Gruppe A), zum anderen war auf diesen Streifzügen auch kein gezieltes Aufsuchen bestimmter Futterplätze zu erkennen.

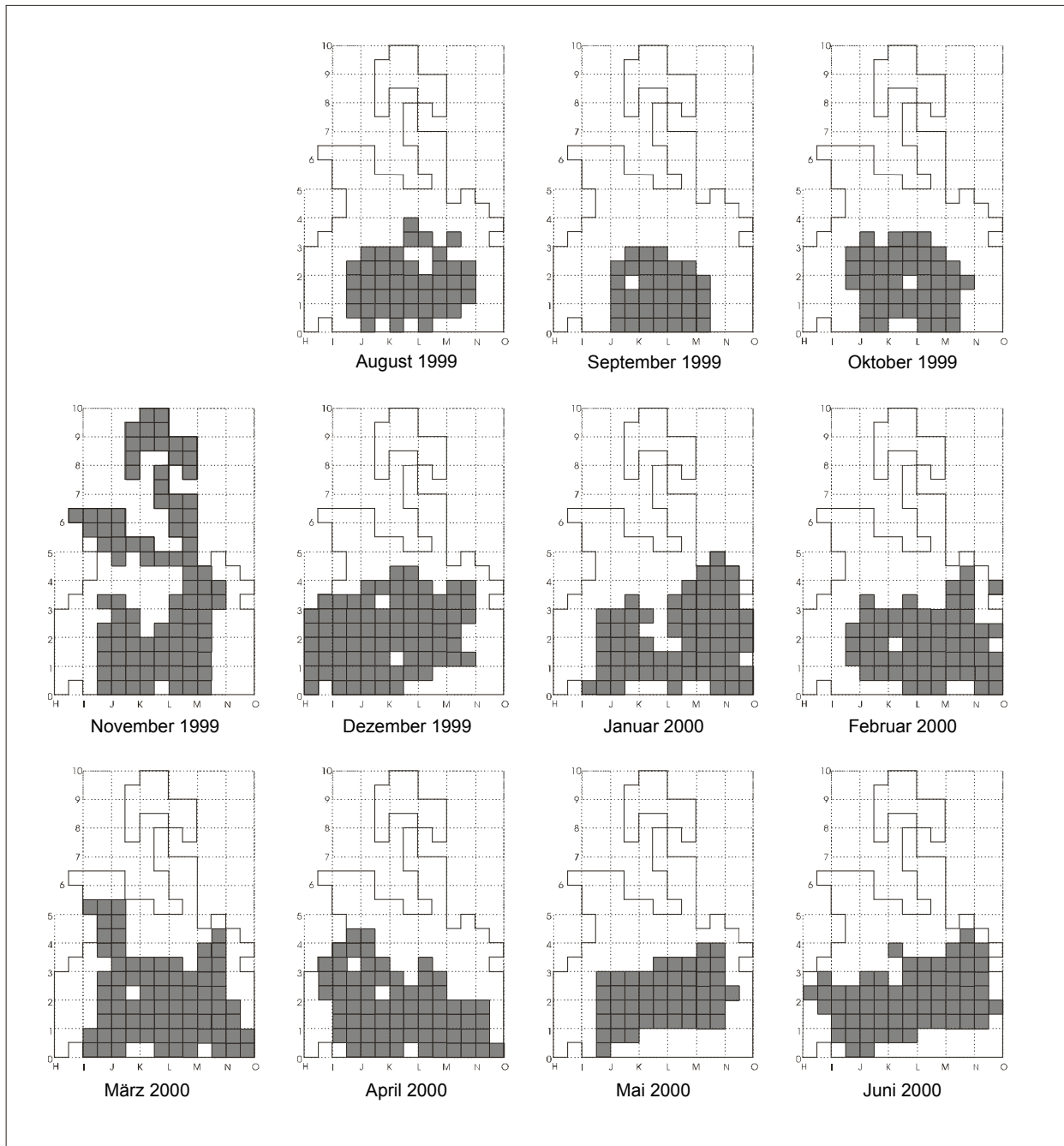


Abb. 4.27: Gruppe B: Monatliche Variation in der Nutzung des Wohngebietes.



Die Exkursionen hatten vielmehr den Charakter einer Erkundung von Neuland. Tatsächlich schienen die Languren nicht besonders vertraut mit der Umgebung zu sein, was sich dadurch äußerte, dass sie oft etwas unentschlossen wirkten, welche Richtung sie einschlagen sollten und, v.a. am 16.11., den ganzen Tag über sehr nervös schienen. Zwar kam es an besagten Tagen zu keinen Begegnungen, doch überschritten sich die neu betretenen Gebiete mit den 'home-ranges' anderer Gruppen (s. 4.4.3.4). Die im darauffolgenden Monat stattfindende Expansion nach Osten (über die I-Linie hinweg Richtung H) dagegen war eindeutig auf Nahrungspräferenzen zurückzuführen. So stand in H3a ein zahlreiche Früchte tragender *Schleichera oleosa* Baum, der im Dezember 1999 wichtigsten Futterpflanzenart von Gruppe B. Dieses Exemplar wurde auch von der benachbarten 'Strand-Gruppe' benutzt und es konnte einmal beobachtet werden, wie Gruppe B regelrecht darauf wartete, bis die Nachbargruppe ihre Mahlzeit beendet und den Baum verlassen hatte, ehe sie sich selbst dorthin begab. Im Januar 2000 schließlich wurde dann zum ersten Mal die N-Linie in Richtung Nordwesten überschritten, und - im Gegensatz zu den Expansionsgebieten von November und Dezember - auch im weiteren Verlauf der Studie genutzt. Dies dürfte zunächst mit bestimmten Futterpflanzen bzw. deren saisonalem Angebot in Zusammenhang gestanden haben. Analysiert man die Freßplätze der fünf wichtigsten Futterspezies im Monat, so stellt man fest, dass im Januar zwei der insgesamt vier Quadrate, in denen die viertwichtigste Nahrungspflanze *Kleinhovia hospita* verzehrt wurde, jenseits der N-Linie lagen (i.e. N4a und N4c). Im Februar wurde u.a. in den Parzellen N2a bzw. N1a die erstrangige *Grewia koordersiana* bzw. die viertrangige *Allophylus cobbe* gefressen. In den Folgemonaten ließen sich dann weder eine Verbindung zum Nahrungsverhalten noch zu bestimmten anderen Aktivitäten (z.B. Aufsuchen spezieller Ruheplätze) herstellen, doch schien das Gebiet jenseits der N-Linie nun weiterhin fester Bestandteil des 'home-range' von Gruppe B zu sein.

Gleichzeitig mit dieser Erweiterung bzw. Ausdehnung in das Wohngebiet von Gruppe A hinein war ein Zurückziehen von Gruppe A aus dem nördlichsten Bereich des Gruppe-B-Gebietes zu erkennen (vgl. Abb. 4.26). So wurden von ihr ab Januar die Quadrate M2 und M3 kaum bzw. gar nicht mehr betreten, während sie in der ersten Beobachtungshälfte noch in jedem Monat genutzt worden waren. Sowohl Ausdehnung als auch Rückzug verliefen eher unmerklich und graduell, d.h. sie wurden nicht über offen ausgetragene Konflikte zwischen den beiden Gruppen entschieden, und sind wohl nur vor dem Hintergrund der ab Januar 2000 vorliegenden Veränderung der Gruppenstrukturen zu verstehen. Vor dem Männchenwechsel, d.h. bis einschließlich Dezember 1999 waren zwischen Gruppe A und B wesentlich mehr Auseinandersetzungen registriert worden als nachher (s. Kap. 4.5), wobei Gruppe B häufig aus dem nördlichsten Überlappungsbereich beider Wohngebiet vertrieben wurde. Daher ist anzunehmen, dass die Ausdehnung ihres 'home-range' in das A-Gebiet hinein von dem ursprünglichen Haremshalter wohl kaum toleriert worden wäre. Bei der allmählichen Veränderung der sich ab Januar 2000 abzeichnenden Gebietsansprüche dürften zwar auch die unterschiedlichen Kräfteverhältnisse, v.a. aber die Vertrautheit zwischen dem alten Grup-

pe B - Männchen und dem neuen Haremshalter von Gruppe A (dem ehemaligen subadulten Männchen aus Gruppe B), eine Rolle gespielt haben.

#### 4.4.3.2.3 Vertikale Nutzung des Waldes

Aufgrund der Topographie des Geländes wurden die Fokusgruppen während des 'scan-sampling' nicht selten von oben beobachtet. Dies war z.B. der Fall, wenn sie sich in einer Schlucht aufhielten, die von den Rändern her gut einsehbar war, oder aber wenn die Sicht von unten her z.B. durch üppiges Blattwerk verdeckt wurde. Eine höher gelegene Beobachungsposition brachte allerdings oft den Nachteil mit sich, dass die Aufenthaltshöhe der Languren nur schwer abzuschätzen war, weshalb lediglich eine grobe Einteilung in die drei Kategorien '0', 'bis fünf Meter' und 'mehr als fünf Meter' über dem Boden vorgenommen wurde.

Die meiste Zeit verbrachten beide Gruppe in der mittleren Höhenkategorie (s. Abb. 4.28). Bei Gruppe A entfielen auf diesen Bereich 56,78% aller Beobachtungen, bei Gruppe B 53,07%. Betrachtet man einen für das jeweilige Wohngebiet durchschnittlichen Baum mit einer Höhe von 8,69 m (Gruppe A) bzw. 8,53 m (Gruppe B) und einer Kronenhöhe von 5,45 m bzw. 5,31 m (s. Kap. 3.3), so hielten sich die Languren demnach am häufigsten im unteren Drittel der Baumkronen auf.

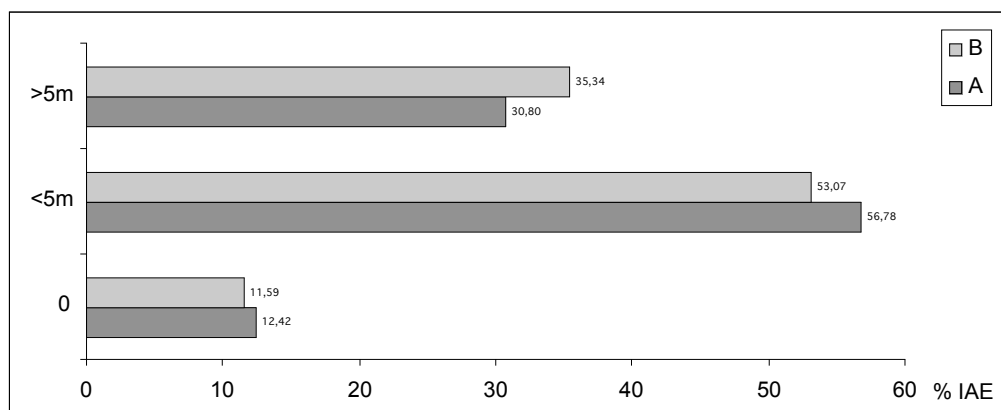


Abb. 4.28: Prozentuale Verteilung der IAE beider Studiengruppen auf die drei Höhenklassen.

Die trifft allerdings nur bedingt zu, da die in diesem Höhenbereich am häufigsten zu beobachtende Aktivität bei beiden Gruppen die Nahrungsaufnahme war (Gruppe A: 30,90%; Gruppe B: 30,11% der Beobachtungen). Die beiden wichtigsten Futterpflanzenarten, *Phyllanthus emblica* und *Streblus asper* hatten je eine mittlere Baumhöhe von 6,87 m bzw. 5,39 m (s. Kap. 3.3), so dass hier also mehr der obere Kronenbereich genutzt wurde. Eine weitere wichtige Rolle in der Ernährung der Languren spielte zudem die ca. 0,5 - 1 m hohe Strauchart *Lantana camara*, wovon meist mehrere Exemplaren dicht nebeneinander wuchsen, deren ineinander verschlungene Zweige nicht selten ein dichtes Netzwerk und damit eine regelrechte Sitz-Plattform für die Languren bildeten. Legt man als Datenbasis sämtliche 'Individuellen Nahrungsaufnahme-Einheiten' (INAE) zugrunde, so verbrachten die Tiere auch davon am meisten in einer Höhe bis zu 5 m (Gruppe A: 59,07%;

Gruppe B: 63,39% des Nahrungsverhaltens). Des weiteren fanden die Mehrzahl der Ruhe- (Gruppe A: 44,48%; Gruppe B: 38,43% des Ruheverhaltens) und Wander-Einheiten (Gruppe A: 40,47%; Gruppe B: 43,71% des Wanderverhaltens) in diesem Höhenbereich statt.

Die am zweithäufigsten genutzte vertikale Kategorie war der Bereich oberhalb 5 m (Gruppe A: 30,80%; Gruppe B: 35,34% der Beobachtungen, Abb. 4.28). Gruppe B verbrachte hier annähernd soviel Zeit mit Ruhen wie in der darunterliegenden Stufe (38,15% des Ruheverhaltens). Gruppe A wurde in 28,37% aller Ruhepausen in dieser Höhe gesichtet. Die Nahrungsaufnahme fand dort zu je 38,16% (Gruppe A) und 34,28% (Gruppe B) statt, gewandert wurde auf diesem Niveau zu 17,93% (Gruppe A) bzw. 22,60% (Gruppe B). Die je häufigste Aktivität, die im Bereich oberhalb 5 m registriert wurde, war bei Gruppe A die Nahrungsaufnahme (38,80% der '>5m'-Beobachtungen), bei Gruppe B Ruhen (26,85% der Beobachtungen).

Erstaunlich häufig hielten sich die Languren am Boden auf (Gruppe A: 12,42%; Gruppe B: 11,59% aller Beobachtungen, Abb. 4.28). Dies rührt einerseits daher, dass sie ihre Ruhepausen v.a. in der Trockenzeit häufig in Schatten spendenden Felsnischen verbrachten. Dementsprechend war 'Ruhen' auch die häufigste am Boden registrierte Aktivität (Gruppe A: 51,32%; Gruppe B: 49,29% aller '0m'-Beobachtungen). Bezogen auf das gesamte Ruheverhalten wiederum fand jeweils ca. ein Viertel davon am Boden statt (Gruppe A: 27,15%; Gruppe B: 23,42% des Ruheverhaltens). Zum anderen waren die Languren aufgrund der Geländestruktur (s. Kap. 3.1 und 3.3) gezwungen, in manchen Bereichen ihres Wohngebietes, in denen ein geschlossenes Kronendach fehlte, bei Wanderungen auf den Boden auszuweichen. Dabei fühlten sie sich aber offensichtlich sehr unwohl, d.h. sie sahen häufig nervös um sich, hielten immer wieder kurz an, um in aufgerichteter, bipeder Haltung das Gelände zu überblicken und versuchten möglichst schnell wieder ein erhöhtes Substrat, also einen Baum oder Strauch zu erreichen. Mußten längere Strecken durch das Savannengras zurückgelegt werden, so postierte sich das adulte Männchen oft auf halber Strecke an einem etwas höher gelegenen Punkt wie z.B. einem Stein oder Strauch, verschaffte sich einen Überblick über die Wanderstrecke und ermunterte die Gruppe dann durch wiederholte Sammel-laute (s. Kap. 4.5), ihm zu folgen. Meist wartete es ab, bis alle Gruppenmitglieder an ihm vorbeigezogen waren und sich wieder in Sicherheit befanden, ehe es schließlich selbst zur Gruppe aufschloß. Gruppe A legte 38,36%, Gruppe B 36,73% des Wanderverhaltens am Boden zurück.

#### **4.4.3.3 Wanderverhalten**

##### **4.4.3.3.1 Tagesstrecken**

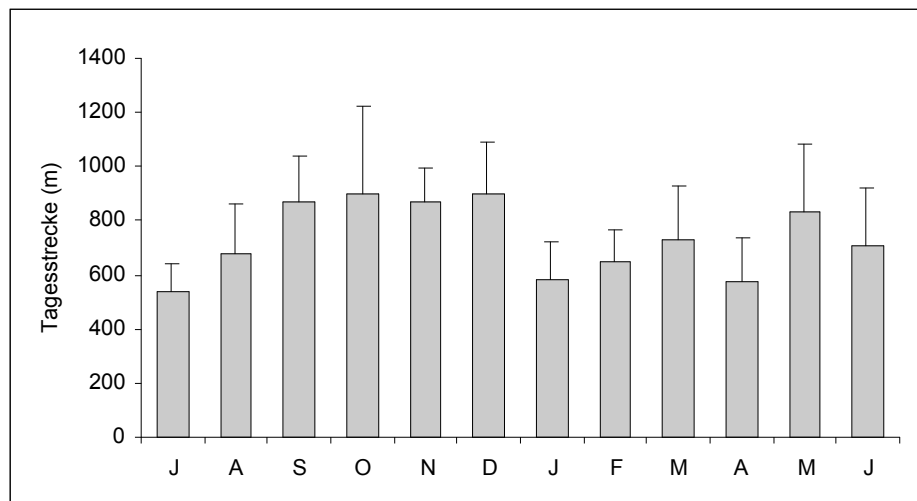
Die einzelnen Tagesstrecken schwankten bei Gruppe A mit Werten zwischen 350 m und 1350 m und hatten einen Jahresmittelwert von  $736,70 \pm 215,40$  m ( $n = 54$ ). Gruppe B legte am Tag im Schnitt  $539,80 \pm 122,20$  m ( $n = 52$ ) zurück, das Minimum lag bei 310 m, das Maximum bei 830 m.

Mit diesen mittleren Tagesdistanzen hätten beide Gruppen theoretisch ihr Wohngebiet - auf direktem Wege - entlang seiner längsten Ausdehnung (Gruppe A: 650 m, Gruppe B: 500 m, s.o.) einmal

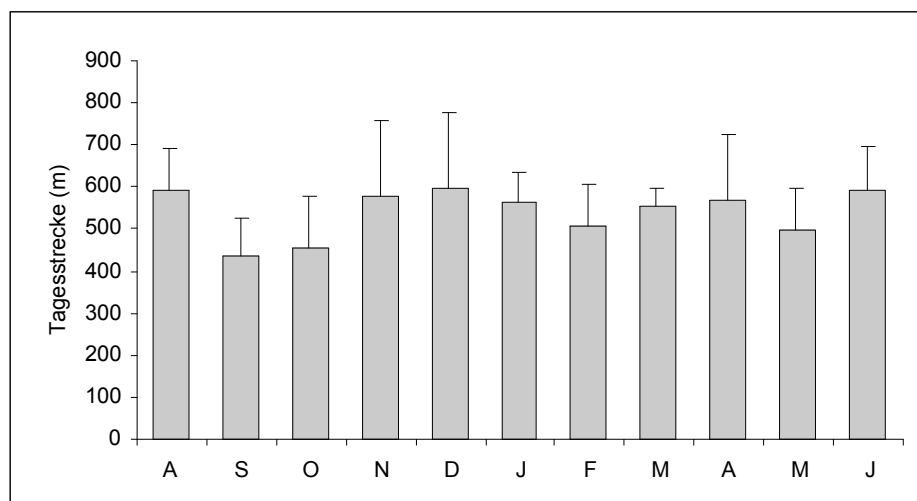
pro Tag durchqueren können. Um einmal die Wohngebietsgrenze (Gruppe A: ca. 2400 m, Gruppe B: ca. 2050 m) abzulaufen, wäre Gruppe A gut drei Tage (3,25) und Gruppe B knapp vier Tage (3,80) unterwegs gewesen.

Die Länge der täglichen Wegstrecke und die Anzahl täglich genutzter Quadrate waren bei beiden Gruppen positiv korreliert (Gruppe A:  $n = 54$ ;  $r_s = 0,8374$ ;  $p < 0,0001$ ; Gruppe B:  $n = 52$ ;  $r_s = 0,6975$ ;  $p < 0,0001$ ), was darauf hindeutet, dass die Languren in der Regel mit längeren Entfernungen auch größere Bereiche ihres Wohngebietes abdeckten und sich nicht in wenigen Quadraten vor und zurück oder im Kreise bewegten.

Betrachtet man die monatliche Variation der im Mittel pro Tag gewanderten Strecken (s. Abb. 4.29), so waren hier v.a. bei Gruppe A große Schwankungen zu verzeichnen.



a) Gruppe A



b) Gruppe B

Abb. 4.29: Monatliche Variation der von den Studiengruppen im Mittel pro Tag zurückgelegten Strecke.

Sie zeigte im ersten Beobachtungsmonat, im Juli 1999, das geringste Wanderverhalten, als sie am Tag im Schnitt 540 m zurücklegte. Im Oktober und Dezember 1999 wurde mit 902,5 m pro Tag fast doppelt so weit gewandert.

Bei Gruppe B wurden die kürzesten Tagesdistanzen im September 1999, die längsten im Dezember 1999 registriert. Sie betragen jeweils im Mittel 436 m und 596 m. Signifikante saisonale Unterschiede im Wanderverhalten lagen nicht vor. Gruppe A lief in der Trockenzeit im Schnitt  $715,34 \pm 249,16$  m/Tag ( $n = 22$ ) und in der Regenzeit  $707,89 \pm 193,96$  m/Tag ( $n = 32$ ; MANN-WHITNEY-U-Test:  $U = 346,5$ ,  $p = 0,9228$ ). Die mittleren Tagesdistanzen von Gruppe B lagen in der trockenen Jahreszeit bei durchschnittlich  $499,74 \pm 110,32$  m ( $n = 19$ ), in der Regenzeit bei  $539,88 \pm 120,28$  m ( $n = 33$ ;  $U = 258$ ;  $p = 0,2957$ ). Interessant ist weiterhin, dass Gruppe B auch in der zweiten Beobachtungshälfte (Januar - Juni 2000) nicht signifikant weiter wanderte als vorher (vorher:  $516,14 \pm 148,59$  m;  $n = 22$ ; nachher:  $531,88 \pm 89,96$  m;  $n = 30$ ;  $U = 298,5$ ;  $p = 0,5594$ ), obwohl sie, wie in Kap. 4.2 (Aktivitätsrhythmen) dargestellt, im erwähnten Zeitraum signifikant mehr Fortbewegungsverhalten zeigten. Demnach müssen sich die Languren also mehr in der Vertikalen bewegt haben, was darauf hindeutet, dass innerhalb der Gruppe mehr Unruhe bzw. Aufregung herrschte. Dies ist auf verschiedene Ereignisse wie den Gruppenumbruch, Eintritte fremder Weibchen und die Geburt zweier Langurenjungen zurückzuführen (näheres dazu s. Kap. 4.1 und 4.5).

### **Tagesstrecken, Wetterverhältnisse und Ernährungsweise**

Die Länge der täglich gewanderten Strecke war bei Gruppe A positiv mit der mittleren Tagestemperatur korreliert ( $n = 54$ ;  $r_s = 0,2982$ ;  $p = 0,0285$ ). Die Niederschlagsverhältnisse dagegen hatten keinen Einfluß. Legt man als Kriterium für die Regenmenge die Anzahl der 'scans' pro Tag, während derer es regnete fest<sup>1</sup>, so war zwischen dieser und der zurückgelegten Distanz zwar eine negative, doch nicht signifikante Assoziation gegeben (Gruppe A:  $n = 54$ ;  $r_s = -0,0193$ ;  $p = 0,8899$ ; Gruppe B:  $n = 52$ ;  $r_s = -0,1835$ ;  $p = 0,1928$ ). Auch zwischen bewölkten (definiert als Tage, an denen der Himmel bei mindestens der Hälfte der 'scans' bewölkt bzw. stark bewölkt war) und klaren Tagen (s. Fußnote) konnte kein signifikanter Unterschied im Wanderverhalten festgestellt werden (MANN-WHITNEY-U-Test: Gruppe A:  $U = 258$ ;  $n_1 = 38$ ;  $n_2 = 16$ ;  $p = 0,3832$ ; Gruppe B:  $U = 316$ ;  $n_1 = 32$ ;  $n_2 = 20$ ;  $p = 0,94$ ).

Analysiert man den Einfluß der Ernährungsweise, so findet man eine positive Korrelation zwischen Tagesdistanz und der Anzahl der pro Tag genutzten Futterpflanzenarten (Gruppe A:  $n = 54$ ;  $r_s = 0,3322$ ;  $p = 0,0141$ ; Gruppe B:  $n = 52$ ;  $r_s = 0,2972$ ;  $p = 0,0324$ ). Die einzelnen Nahrungsbestandteile (junge, mature Blätter, Früchte, Blüten, Samen) spielten jedoch kaum eine Rolle. Nur bei

<sup>1</sup> Bei jedem 10-Minuten-'scan' wurden Notizen zu den momentanen Wetterverhältnissen gemacht (Regen: 0, leicht, mittel, stark; Himmel: klar, bewölkt, stark bewölkt).

Gruppe A war ein positiver Bezug zu jungen Blättern gegeben: je größer ihr Anteil am täglichen Nahrungsbudget, desto weiter wurde gewandert ( $r_s = 0,3450$ ;  $p = 0,0106$ ).

Ruft man sich vor diesem Hintergrund nun noch einmal die Zusammenhänge zwischen Ernährungsweise und Anzahl der täglich genutzten Quadrate in Erinnerung (Gruppe A: positive Korrelation zwischen tägl. Quadratzahl und dem Anteil junger Blätter am tägl. Nahrungsbudget; Gruppe B: negativer Bezug zu jungen Blättern, positiver Bezug zu maturen Blättern und Früchten, s. Abschnitt 4.4.3.2.1), so lassen sich diese folgendermaßen interpretieren. Hält man bei Gruppe A den Einfluß des Faktors 'Tagesstrecke' konstant, dann ist zwischen Quadratnutzung und Anteil junger Blätter am Nahrungsbudget keine signifikante Assoziation mehr vorhanden (Partielle Rangkorrelationen nach KENDALL:  $n = 54$ ;  $T_{xy.z} = 0,182$ ;  $0,05 < p < 0,1$ ), d.h. die erhöhte Quadratnutzung an Tagen, an denen mehr junge Blätter verzehrt wurden, beruht letztlich auf den an solchen Tagen größeren zurückgelegten Entfernungen. Dies wiederum wird verständlich, wenn man bedenkt, dass der wichtigste Lieferant junger Blätter, *Streblus asper*, nur im Nordosten ihres Wohngebietes vorkam (s. Kap. 3.3). Da sich die Languren in den Monaten, in denen *Streblus asper* die wichtigste Futterpflanze war, z.T. auch in davon weiter entfernt liegenden Bereichen ihres 'home-range' aufhielten, mußten sie z.T. relativ weit wandern, um wieder zu den *Streblus asper* - Gebieten zu gelangen.

Da bei Gruppe B keine Abhängigkeit zwischen Nahrungsverhalten und Länge der Tagesstrecken zu finden war, bedeuten die unter 4.4.3.2.1 dargestellten Verhältnisse, dass die Languren an den Tagen, an denen mehr junge Blätter gefressen wurden, über eine kleinere Fläche verteilt waren, während sie beim Fressen von maturen Blättern und Früchten mehr Platz beanspruchten. Ersteres erscheint insofern nachvollziehbar, als ihr wichtigste Lieferant junger Blätter ebenfalls *Streblus asper* war, der - neben seiner begrenzten regionalen Verbreitung - außerdem zu geklumpstem Auftreten auf engstem Raum neigte und die Gruppenmitglieder sich daher beim Verzehren dieser Spezies relativ nahe zueinander aufgehalten haben müssen. Der Zusammenhang zwischen Frugivorie und Flächennutzung läßt sich dagegen nicht so leicht erklären. Zwar könnte man argumentieren, dass eine Pflanze im Vergleich zu Blättern nur über eine begrenzte Anzahl an Ansatzstellen für Früchte verfügt, daher nur ein begrenztes Angebot an Früchten bereitstellen kann und die Languren sich somit über mehrere Exemplare und dementsprechend eine größere Fläche verteilen mußten. Dies mag für die insgesamt wichtigste Fruchtquelle *Phyllanthus emblica* zutreffen, die allerdings nur in fünf der elf Beobachtungsmonate gefressen wurde (s. Kap. 4.3). Die zweitwichtigste Fruchtspeszies *Grewia koordersiana* dagegen bildet zum einen sehr ausladende Kronen mit einem durchschnittlichen Volumen von  $369 \text{ m}^3$  (s. Kap. 3.3), zum anderen relativ kleine Früchte mit einem Durchmesser von ca. 6 mm aus, so dass ein einzelnes Exemplar einer Langurengruppe nicht nur ein üppiges Fruchtangebot, sondern auch genug Platz bieten kann. Nicht selten versammelte sich die ganze Gruppe zu einer ausgiebigen Freißphase in einem einzigen *Grewia koordersiana* - Baum. Die Strauchart *Lantana camara* wiederum wies ein ähnliches Verteilungsmuster wie

*Streblus asper* auf. Sie war zwar im ganzen Studiengebiet, doch charakteristischerweise an bestimmten Stellen gehäuft anzutreffen, d.h. es wuchsen meist mehrere Exemplare neben- bzw. ineinander, so dass sich die Gruppenmitglieder beim Verzehr dieser Früchte auch nicht besonders weit voneinander entfernt aufzuhalten brauchten. Es wurde daher geprüft, ob die Zusammenhänge zwischen Quadratnutzung und Ernährungsweise durch einen dritten Faktor, nämlich wieder die Gruppengröße, hervorgerufen werden, denn letztlich wurden junge Blätter v.a. in der Trockenzeit, mature Blätter und Früchte dagegen v.a. in der Regenzeit verzehrt (s. Kap. 4.3). Dies war tatsächlich der Fall: nach Ausschalten des Störfaktors Individuenzahl (nur adulte Individuen), läßt sich zu keinem der drei Nahrungsbestandteile mehr ein signifikanter Bezug herstellen (junge Blätter:  $n = 52$ ;  $T_{xy,z} = -0,1224$ ;  $0,2 < p < 0,4$ ; mature Blätter:  $T_{xy,z} = 0,1931$ ;  $0,05 < p < 0,1$ ; Früchte:  $T_{xy,z} = 0,1432$ ;  $0,1 < p < 0,2$ ).

#### 4.4.3.3.2 Lokomotion

Analysiert man das Lokomotionsverhalten der Languren, so erfolgten davon bei Gruppe A 17,89% auf dem Boden, 32,50% zwischen zwei Substraten und 49,61% innerhalb eines Substrates. Bipedie konnte nie beobachtet werden. Die am häufigsten erfaßte Fortbewegungsweise am Boden war Laufen (53,04%), der Rest (46,96%) entfiel auf Gehen. Zwischen zwei Substraten bewegten sich die Tiere zu 86,27% saltatorisch, zu 8,13% gehend (z.B. bei geschlossenem Kronendach bzw. zwischen zwei Sträuchern), zu 5,07% kletternd (z.B. zwischen Lianen) und zu 0,53% laufend fort. Innerhalb eines Substrates wurde am häufigsten Gehen (62,24%) registriert, gefolgt von Klettern (16,08%), Springen (15,56%) und Laufen (6,12%). Bei Gruppe B fanden ebenfalls 17,89% der gesamten Lokomotion am Boden, und zwar zu 52,98% gehend und zu 47,02% laufend, statt. 34,44% der Bewegungen erfolgten zwischen zwei Substraten, wobei die Tiere meist springend (88,64%), seltener gehend (5,99%) oder kletternd (5,17%) und in wenigen Fällen auch laufend (0,21%) wechselten. Innerhalb eines Substrates schließlich, worauf insgesamt 47,67% des Lokomotionsverhaltens von Gruppe B entfielen, wurde zu 60,92% Gehen, zu 19,91% Klettern, zu 14,56% Springen und zu 4,61% Laufen beobachtet.

Damit war die am häufigsten beobachtete Lokomotionsform von Gruppe A Quadrupedie (54,60%; 17,87% terrestrisch und 36,73% nicht-terrestrisch), gefolgt von der saltatorischen (35,78%) und kletternden (9,62%) Lokomotion. Die selbe Reihenfolge, nur etwas anders gewichtet, gilt für Gruppe B: sie bewegte sich zu 51,28% quadruped (17,83% terrestrisch und 33,45% nicht-terrestrisch), zu 37,43% springend und zu 11,29% kletternd fort.

#### 4.4.3.3.3 Gruppenführung

Es erwies sich als äußerst schwierig festzustellen, ob die tägliche Wanderroute der Gruppe hauptsächlich von dem Haremshalter oder den Weibchen beeinflusst bzw. bestimmt wird. Nicht selten hatte es den Anschein, als würde die grobe Richtung von dem Männchen vorgegeben, die Details - z.B. welche Nahrungsbäume und Ruheplätze im Laufe des Tages angestrebt werden - jedoch

von den Weibchen festgelegt. Dieser Eindruck mag aber fälschlicherweise dadurch entstanden sein, als das Männchen in der Regel die Vorhut bildete, wobei es den von der Gruppe anvisierten Bereich offensichtlich nach potentiellen Gefahren absuchte. Tatsächlich war oft überhaupt kein eindeutiger Anführer zu erkennen, sondern die Gruppe brach nach einer Ruhe- oder Freßphase mehr oder weniger geschlossen auf und schien sich einig zu sein, welcher Weg eingeschlagen wird. Während der Wanderungen selber konnte sich die Gruppe dann durchaus in mehrere Subgruppen aufspalten, die jedoch selten mehr als 40m voneinander entfernt waren. Dass die generelle Route nicht nur vom Männchen determiniert wurde, kam z.B. auch nach dem Gruppenumbuch zum Ausdruck, als Gruppe A weiterhin die gewohnten Strecken abwanderte, obwohl der neue Haremshalter mit dem Wohngebiet zunächst noch nicht vertraut war. Dennoch gab es auch Situationen, in denen zweifelsohne eines der beiden Geschlechter die Wanderrichtung vorgab. Das Männchen orientierte sich dabei oft an der Anwesenheit fremder Languren. Es brach dann meist sehr zügig in deren Richtung auf, um sie zu vertreiben bzw. zumindest seine Anwesenheit zu demonstrieren, und ließ die eigene Gruppe zurück. Die Weibchen folgten ihm daraufhin entweder sofort oder wanderten langsam hinterher. Manchmal kamen sie auch gar nicht nach und das Männchen kehrte nach einiger Zeit wieder zurück. Eine weibliche 'Dominanz' war dagegen meist mit bestimmten Nahrungspräferenzen verbunden.

Die Wanderungen im November von Gruppe B schienen in erster Linie auf die Initiative des subadulten Männchens zurückzugehen.

#### 4.4.3.4 Überlappung mit Nachbargebieten

Abbildung 4.30 zeigt die Überlappung der Wohngebiete von Gruppe A und B mit denjenigen Bereichen, die auch von benachbarten Langurengruppen benutzt wurden. Da der tatsächliche Verlauf der 'home-range' - Grenzen der fremden Gruppen nicht bekannt war, wurden diese anhand der Gruppensichtungen vorliegenden Datenmaterials entworfen. Der jeweilige Überlappungsgrad, der als prozentualer Anteil der von einer benachbarten Gruppe besetzten Quadrate an der Gesamtzahl aller Quadrate der Heimatgruppe (A: 278; B: 159) berechnet wurde, kann daher - mit Ausnahme der beiden Fokusgruppen - ebenfalls nur als Schätzwert betrachtet werden.

Gruppe A hatte neben Gruppe B noch drei weitere Nachbarn: Im Nordwesten die M-Gruppe, die ca. 33 Quadrate mit A teilte, woraus sich ein Überlappungsgrad von 11,87% ergibt. Im Südwesten erstreckte sich ein Ausläufer des Wohngebietes der K-Gruppe, das sich zu ca. 18,35% (51 Parzellen) mit dem 'home-range' von A überschneidet. Südöstlich und östlich grenzte die Ex-B-Gruppe an, die schätzungsweise 42 der auch von A genutzten Quadrate beanspruchte, was einem Überlappungsgrad von 15,11% entspricht. Wie Abbildung 4.30 zu entnehmen ist, umfaßte das Ex-B-Gebiet zudem weite Teile, d.h. ca. 68 Parzellen bzw. 42,77% des 'home-range' von Gruppe B. Bei der Ex-B-Gruppe handelte es sich um die ursprünglich gewählte zweite Fokusgruppe, die sich zu



Beginn der Einarbeitungsphase noch regelmäßig im Untersuchungsgebiet aufgehalten, dann aber immer mehr aus der Region zurückgezogen hatte und daher als Studienobjekt aufgegeben werden mußte (s. Kap. 2.2). Sie tauchte zwar im weiteren Verlauf der Feldstudie gelegentlich wieder auf, doch war sie immer seltener im Nordosten ihres früheren Verbreitungsareals anzutreffen. Bis auf eine Ausnahme im Januar 2000 wurde sie schließlich ab November 1999 nur mehr südlich der horizontalen Linie Nr. 5 (vgl. Abb. 4.21b und c) gesichtet. Das von ihr ab diesem Zeitpunkt genutzte Gebiet überschneidete sich dann nur noch zu 15,72% (25 Quadrate) mit dem 'home-range' von Gruppe B und zu 8,27% (23 Quadrate) mit dem 'home-range' von Gruppe A. Im Osten und Südosten wurde das Wohngebiet von B zu ca. 24,53% (39 Parzellen) von der S-Gruppe überlappt. Alle Nachbargruppen von A und B waren Familiengruppen, d.h. sie enthielten sowohl Adult- als auch Jungtiere beider Geschlechter (s. Kap. 4.1).

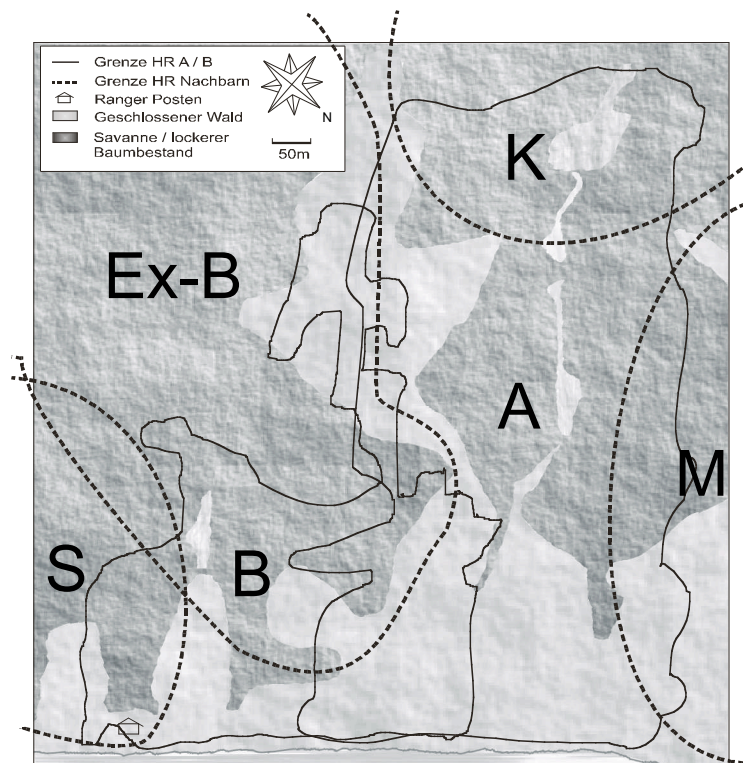


Abb. 4.30: Überlappung der Wohngebiete der im Untersuchungsgebiet vorhandenen Langurengruppen.

Gruppe A und B teilten sich 61 Quadrate, d.h. Gruppe A benutzte 38,36% des Gebietes von B und B benutzte 21,94% des Gebietes von A. Dieser letzte Wert gibt die Überlappungsverhältnisse im Untersuchungsgebiet wahrscheinlich am verlässlichsten wider, weil beide Gruppen habituiert waren und am häufigsten sowie regelmäßig beobachtet wurden. Die Überschneidung von Gruppe A mit B (38,36%) erscheint dagegen zu hoch, da, wie in der Diskussion erläutert werden wird, der 'home-range' von Gruppe B für eine durchschnittliche *T. auratus* - Gruppe offensichtlich (noch) zu klein war. Allerdings ist nicht auszuschließen, dass sie in Zukunft weiter in das A-Gebiet vordringen werden, was einen Anstieg des Überlappungsgrades zur Folge hätte.

Das bei Gruppenbegegnungen gezeigte Verhalten, das im nächsten Kapitel näher beschrieben werden wird, weist darauf hin, dass die Languren territorial waren, ihr Revier also aktiv verteidigten. Ob dies bei gegebener 'home-range' - Größe und entsprechendem Wanderverhalten ökonomisch lohnend bzw. überhaupt möglich ist, läßt sich anhand des 'Index der ökonomischen Verteidigung' ('index of defendability', D) nach MITANI & RODMAN (1979) nach der Formel

$$D = \frac{d}{\sqrt{4A / \pi}}$$

ermitteln, wobei d = zurückgelegte Tagesstrecke in km und A = 'home-range' - Größe in km<sup>2</sup>. Ist D größer als 1, so sind die Wohngebietsgrenzen ökonomisch zu schützen. Dies traf für *Trachypithecus auratus* in vorliegender Studie zu. Für Gruppe A ergab sich ein Wert von D = 1,57, für Gruppe B ein Wert von D = 1,52.

#### 4.4.4 Diskussion

Die Unterschiede in der Größe der Wohngebiete und der pro Tag zurückgelegten Distanzen beider Gruppen sind zum einen darauf zurückzuführen, dass Gruppe A im Schnitt sechs Tiere (bzw. drei Erwachsene) mehr enthielt als Gruppe B. Der Zusammenhang zwischen Gruppengröße und Flächenbeanspruchung war auch innerhalb Gruppe B zu sehen, deren Individuenzahl im Laufe der Beobachtungszeit zunahm, was eine höhere tägliche Quadratnutzung zur Folge hatte (s. 4.4.3.2.2). Dies liegt natürlich daran, dass mehr Organismen physisch mehr Raum benötigen. Zum anderen lassen sich die Differenzen zwischen den Gruppen mit deren Ernährungsweise in Verbindung bringen. Der generelle Befund, dass frugivore Primaten weiter wandern und damit größere Streifgebiete abdecken als folivore (CLUTTON-BROCK 1977; DUNBAR 1988) scheint auch in vorliegender Studie zuzutreffen, da sich Gruppe A zu einem höheren Prozentsatz von Früchten ernährte als Gruppe B. Vergleicht man Gruppe A zudem mit den weniger frugivoren *T. auratus* in West-Java, so legte erstere mit im Schnitt 736,7 m die längsten Distanzen pro Tag zurück. In Pangandaran betragen die Werte 441,8 m (Gruppe 3) bzw. 529,7 m (Gruppe 21; KOOL 1989), in Gunung-Gede 565,0 m (BECKWITH 1995). Dies muß allerdings näher beleuchtet werden, denn der eigentliche Grund für diesen Zusammenhang (weil Früchte weniger gleichmäßig und in geringeren Mengen im Habitat vorhanden sind als Blätter, muß weiter gewandert werden) wird durch vorliegende Ergebnisse nicht gestützt, da man dann zwischen der pro Tag zurückgelegten Entfernung bzw. genutzten Fläche und dem täglichen Fruchtanteil eine positive bzw. dem Blattanteil eine negative Korrelation erwarten würde. Dies war bei keiner der beiden Gruppen der Fall, bzw. bestand bei Gruppe A sogar ein positiver Bezug zu jungen Blättern (4.4.3.3.1). Damit wird deutlich, dass nicht die einzelnen Bestandteile selber, sondern deren räumliche und zeitliche Verteilung eine Rolle spielten. In Wohngebiet A war die wichtigste Fruchtquelle, *Phyllanthus emblica*, gleichmäßiger

verbreitet als der wichtigste Blattlieferant, *Streblus asper* (s. Kap. 3.3), so dass hier also umgekehrte Verhältnisse vorlagen, d.h. Blätter traten im Gegensatz zu Früchten an wenigen Stellen gehäuft auf. Hinzu kommt, dass *Phyllanthus emblica* ein typischer Savannenbaum ist, einige andere wichtige Nahrungspflanzen wie z.B. *Streblus asper* und *Grewia koordersiana* dagegen fast nur in den geschlossenen Waldgebieten im Nordosten des Untersuchungsgebietes wuchsen. Betrachtet man noch einmal Abb. 4.21a, so fällt auf, dass Gruppe B im Vergleich zu Gruppe A verhältnismäßig kürzere Entfernungen zurücklegen mußte, um zwischen Savannen- und den nordöstlichen Waldgebieten (und damit den wichtigsten Futterquellen) zu wechseln. Aufgrund dieser Tatsache dürfte Gruppe A z.B. auch im Oktober 1999, in dem sie sich zu nahezu 50% von *Phyllanthus emblica* und *Streblus asper* ernährte, besonders weit gewandert sein (s. 4.4.3.3.1).

Einer Veränderung in der Verfügbarkeit ihrer Nahrung begegnen Primaten mit unterschiedlichen Strategien (CLUTTON-BROCK 1977). Eine Antwort auf knapper werdende Ressourcen kann das Zurücklegen kürzerer Wegstrecken und damit eine Energieersparnis sein (z.B. BENNETT 1986; CHIVERS 1977), doch setzt dies voraus, dass innerhalb des kleineren Aktionsradius dennoch genug Nahrung zur Deckung des Bedarfs vorhanden ist. Andere Arten dagegen werden zu weiteren Streifzügen gezwungen (z.B. BOINSKI 1987; TERBORGH 1983). Der Befund, dass Gruppe B im Dezember 1999, dem Monat mit dem höchsten Anteil maturer Blätter am Nahrungsbudget, die größten Tagesdistanzen bewältigte, deutet auf letzteres Muster hin, d.h. *T. auratus* mußte bei einem Mangel an bevorzugten Nahrungsbestandteilen größere Strecken ablaufen, um ausreichende Mengen an akzeptablem Futter aufzuspüren.

Obwohl Gruppe B das restliche Jahr über aber genug Nahrung angemessener Qualität zur Verfügung zu stehen schien und sie nur geringfügig weniger Arten nutzte als Gruppe A (s. Kap. 4.3), war ihr Wohngebiet vermutlich dennoch etwas zu klein, um ihre Bedürfnisse gänzlich abzudecken. Dies war zum einen an diversen Expansionsversuchen zu sehen, die z.T. mit bestimmten Nahrungspräferenzen, z.T. mit der Zunahme der Gruppengröße zusammenhingen. Die Wanderungen im November ließen sich dagegen mit keinem dieser beiden Faktoren erklären. Obwohl die in jenem Monat betretenen Gebiete im weiteren Verlauf der Studie - zumindest an Beobachtungstagen - nicht mehr aufgesucht wurden (was evtl. daran lag, dass Gruppe B einer Konfrontation mit den dort verbreiteten Gruppen aus dem Weg gehen wollte), bekundete dieser Ausflug ein eindeutiges Interesse an Neuland. Auch die ab Januar 2000 stattfindende Ausdehnung ihres 'home-range' in das A-Gebiet hinein sowie die Tatsache, dass Gruppe A ein nahezu doppelt so großes Wohngebiet beanspruchte wie Gruppe B, weist darauf hin, dass ein größeres Streifgebiet optimaler gewesen wäre. Denkbare Vorteile wären z.B. eine größere Auswahl an Futterpflanzenarten bzw. an Nahrungsbäumen und damit geringeres Risiko temporärer Nahrungsengpässe, evtl. geschütztere Ruheplätze, Attraktion für fremde Weibchen etc.. Im Laufe der Beobachtungszeit wurde dies von Gruppe B auch immer mehr verwirklicht. Wie bereits in Kap. 4.1 besprochen, schien es sich bei

Gruppe B um eine neu gegründete Gruppe zu handeln, die möglicherweise ein bis dahin ungenutztes kleines Gebiet besiedelt hatte und von dort aus ihren Wohngebietsanspruch nach und nach erweiterte. Soweit bekannt, war der Ranger Posten Klompang bis vor einiger Zeit vor Beginn der Studie noch von Parkangestellten als Patrouillen-Stützpunkt benutzt worden (PUTU YASA, pers. Mitteilung), dessen unmittelbare Umgebung von Languren daher gewiß gemieden oder zumindest nicht regelmäßig betreten worden war. Mit der Aufgabe des Postens war dann plötzlich ein kleines, noch unbesiedeltes Areal frei geworden und evtl. von Gruppe B, deren Mitglieder aus einer bzw. mehreren der umliegenden Gruppen gestammt haben könnten, besetzt worden.

Im Vergleich zu der Studie von KOOL (1989) jedoch, deren Gruppen mit im Schnitt 15 bzw. 15,5 Individuen je ein Wohngebiet von 8,7 bzw. sogar nur 5,7 ha besetzten, war der 'home-range' von Gruppe B noch verhältnismäßig groß. Die kleine Wohngebietsgröße in Pangandaran ist vermutlich auf ein sehr üppiges Futterangebot auf engem Raum, die u.a. damit verbundene extrem hohe Populationsdichte (s. auch Kap 4.1) sowie auf die begrenzte Reservatgröße zurückzuführen und dürfte ein gerade noch akzeptables Mindestmaß dargestellt haben (KOOL 1989). Bei BECKWITH (1995) beanspruchte die 21 Individuen umfassende *T. auratus* - Gruppe ein Gebiet von 18,6 ha, was in etwa dem in dieser Studie gefundenen Wert für Gruppe A entspricht.

Neben der Gruppengröße und Nahrungsökologie wirkten sich zudem die Verteilung bestimmter Ruheplätze sowie die Position fremder Artgenossen auf die Art und Weise der Habitatnutzung aus (s. 4.4.3.2 und 4.4.3.3.3). Welche Ereignisse sich bei der Sichtung fremder Gruppen im einzelnen abspielten, wird im nächsten Kapitel ausführlich behandelt werden. Da in diesem Kontext außerdem die Überlappung mit Nachbargebieten und die Möglichkeit, das Wohngebiet ökonomisch zu verteidigen, diskutiert werden, wird an dieser Stelle nicht weiter darauf eingegangen.

Die Wetterverhältnisse hatten keinen entscheidenden Einfluß auf das Wanderverhalten. Der eher paradox anmutende *positive* Zusammenhang von mittlerer Tagestemperatur und Länge der zurückgelegten Tagesstrecke bei Gruppe A ist angesichts der im Jahresverlauf kaum schwankenden Temperaturen (Kap. 3.2) wohl eher zu vernachlässigen bzw. durch den Effekt einer weiteren, hier jedoch unbekanntem Variablen entstanden. Dass die Niederschlagsmenge sich nicht weiter auf die pro Tag gewanderte Distanz auswirkte, hat vermutlich damit zu tun, dass die Regenfälle meist erst spät nachmittags einsetzten.

Damit wurden die Wohngebietsgröße, seine Nutzung und das Wanderverhalten in dieser Studie also von folgenden Faktoren geprägt:

- Gruppengröße
- Ernährungsweise
- Räumliche und zeitliche Verteilung der Nahrung im Habitat
- Räumliche Verteilung weiterer wichtiger Ressourcen wie z.B. Ruheplätze

- Anwesenheit fremder Artgenossen
- Populationsdichte

Diese zahlreichen Aspekte bilden ein komplexes, einem dynamischen Wandel unterworfenen Netzwerk wechselseitiger Beziehungen aus, dessen einzelne Komponenten das Verhalten der Languren je nach Situation mehr oder minder stark beeinflussten. Eine entscheidende Bedeutung kam dabei v.a. der Nahrungsverteilung zu (s. z.B. auch BENNETT 1983; CLUTTON-BROCK 1972; DAVIES 1984; MARSH 1981b).

Viele Freilandprimatologen (z.B. ALTMANN 1980; GOODALL 1986) erachteten es als äußerst schwierig bzw. sogar unmöglich, Daten zur Initiation und Koordination von Gruppenbewegungen zu erheben, welche häufig durch sehr subtile, für den Beobachter kaum wahrnehmbare Mechanismen gesteuert zu werden scheinen. Hinzu kommen die oft schlechten Sichtbedingungen v.a. in dichten, immergrünen Regenwäldern, so dass die wenigen hierzu existierenden Untersuchungen an terrestrischen, offene Habitats bewohnenden Primaten durchgeführt wurden (*Papio cynocephalus*: NORTON 1986; *Papio hamadryas*: SIGG & STOLBA 1981), während zu arboricolen Spezies, so auch den Colobinae, meist nur anekdotenhafte Angaben vorliegen. Bisherigen Beobachtungen zufolge wurden die Gruppen bei *Ptilocolobus badius* (STRUHSAKER 1975), *Presbytis melalophos* (CURTIN 1976) und *Semnopithecus entellus* (BOGGESS 1976; SUGIYAMA 1976) hauptsächlich von den oder dem adulten Männchen, bei *Colobus guereza* (OATES 1977b) dagegen von einigen adulten Weibchen geführt. Auch bei *Trachypithecus pileatus* wurden die Mehrzahl, d.h. 91,4% aller Aufbrüche von einem Futter- oder Ruheplatz von einem adulten Weibchen initiiert, während das adulte Männchen meist die Nachhut bildete (STANFORD 1991). STANFORD nahm zunächst an, dass dies mit einer von den Weibchen ausgehenden Suche nach geeigneten Futterplätzen in Verbindung stand, was jedoch bei näherer Betrachtung verworfen werden mußte. Als alternative Überlegung führte er an, das Männchen könnte absichtlich das Schlußlicht der Gruppe bilden, die weibliche Führungsrolle also nur die Folge dieser Taktik sein. Allerdings deutete das Verhalten des Männchens bei den Aufbrüchen kaum auf eine besondere Strategie hin bzw. blieb unklar, welches Ziel es damit verfolgt haben könnte. Oftmals schlief oder fraß es solange, bis nahezu die gesamte Gruppe bereits aufgebrochen war und eilte ihr dann, ohne sich umzusehen oder die Umgebung zu 'scannen', nach (STANFORD 1991). Dem von v.a. in Harems lebenden Primaten bekannten Wachsamkeitsverhalten adulter Männchen (s. Kap. 4.2.4) kam in der Untersuchung von STANFORD demnach keine so große Bedeutung zu, was z.T. damit zusammenhängen könnte, dass *T. pileatus* nicht territorial war, die Wohngebiete sich zu nahezu 100% überschneiden und Gruppenbegegnungen äußerst friedlich verliefen (STANFORD 1991).

Im Gegensatz zu *T. pileatus* bildete der Haremshalter bei *Trachypithecus auratus* (diese Arbeit) in der Regel die Vorhut, doch übernahm er damit nicht automatisch die Gruppenführung (s. 4.4.3.3.3). Diese wurde durch keines der beiden Geschlechter dominiert, sondern fand je nach

Situation abwechselnd statt oder aber war gar nicht zu erkennen. Ähnliches beschreibt BECKWITH (1995) für *T. auratus* in West-Java, wenn auch mit einer etwas höheren Frequenz weiblich geprägter Wanderungen, welche seiner Meinung nach aber evtl. nur durch die mit dem überproportionalen Weibchen-Anteil verbundenen höheren Beobachtungswahrscheinlichkeit hervorgerufen worden war (BECKWITH 1995: 203).

#### 4.4.5 Zwischenergebnis

1. Das Wohngebiet von Gruppe A umfaßte 17,37 ha, das von Gruppe B 9,94 ha. Die Languren nutzten ihren 'home-range' nicht gleichmäßig, sondern konzentrierten ihre Aktivitäten auf wenige Kernbereiche, die essentielle Ressourcen wie bestimmte Nahrungsbäume und Ruheplätze enthielten.
2. Gruppe A besetzte pro Tag im Mittel zwei Hektar und legte eine Distanz von 736,70 m zurück. Gruppe B nutzte am Tag eine Fläche von 1,43 Hektar und wanderte im Schnitt 539,80 m.
3. Die Unterschiede zwischen beiden Fokusgruppen sind auf die unterschiedliche Gruppengröße sowie die Nahrungsökologie, d.h. v.a. die räumliche Verteilung der wichtigsten Futterpflanzenarten zurückzuführen. Allerdings gab es auch Hinweise darauf, dass Gruppe B erst neu gegründet worden war und ihr Wohngebiet noch nicht die für sie optimale Größe erreicht hatte; im Laufe der Studie kam es zu einer fortschreitenden Expansion.
4. Gruppe A wies eine ähnliche Wohngebietsgröße wie *T. auratus* im immergrünen Bergregenwald Gunung-Gede West-Javas auf (BECKWITH 1995). Im Tieflandregen- bzw. Sekundärwald Pangandarans (ebenfalls West-Java) dagegen beanspruchte *T. auratus* nur 5,7 bzw. 8,7 ha (KOOL 1989), was auf verschiedene, u.a. eine hohe Populationsdichte begünstigende Habitatsigenschaften zurückzuführen war und eine vermutlich gerade noch akzeptable Mindestgröße darstellte.
5. Im Vergleich zu *T. auratus* in West-Java legte Gruppe B annähernd gleiche, Gruppe A längere Tagesdistanzen zurück, wofür u.a. die unterschiedliche Ernährungsweise und Verteilung bevorzugter Nahrungsbestandteile verantwortlich war.
6. Nahrungsaufnahme, Ruhen und Wandern fanden zum größten Teil in einer Höhe von bis zu fünf Metern über dem Boden statt. Die häufigste Lokomotionsform war die Quadrupedie, gefolgt von Springen und Klettern.
7. Gruppenwanderungen wurden weder ausschließlich von dem Haremshalter noch den Weibchen, sondern abwechselnd angeführt bzw. von weiteren, für die Beobachterin nicht weiter erkennbaren Mechanismen determiniert. Das adulte Männchen bildete in der Regel die Vorhut, wobei es den von der Gruppe anvisierten Bereich nach potentiellen Gefahren absuchte. Während der Wanderungen kam es nicht selten zu einer Aufspaltung in mehrere Subgruppen, doch waren die Tiere selten über mehr als 1,70 Quadrate (bzw. 1062,5 m<sup>2</sup>) verteilt. Zur mittäglichen Ruhepause und abends versammelte sich die Gruppe dann wieder auf engerem Raum.

8. An das Wohngebiet von Gruppe A grenzten (einschließlich Gruppe B) vier, an das von Gruppe B drei Langurengruppen an. Der Überlappungsgrad zwischen den 'home-ranges' reichte von ca. 12-43%, wobei der mittlere Wert von ca. 20-25%, wie er zwischen den beiden habituierten Gruppen beobachtet wurde, das realistischste Maß darstellen dürfte.
9. Wie anhand des 'index of defendability' nach MITANI & RODMAN (1979) ermittelt, waren die Wohngebiete beider Gruppen theoretisch ökonomisch zu verteidigen.

## 4.5 Sozialverhalten

### 4.5.1 Einleitung

Grundsätzlich läßt sich das Sozialverhalten terrestrischer und offene Habitats besiedelnder Primaten wesentlich besser studieren als das arboricoler Arten. Dementsprechend sind die Colobinae in dieser Hinsicht deutlich schlechter dokumentiert als z.B. die Paviane, Geladas und Makaken (YEAGER & KOOL 2000; s. auch CORDS 2000). Das mag z.T. aber auch daran liegen, dass das Gruppenleben der Colobinae, d.h. vor allem die Beziehungen zwischen den Weibchen, aufgrund der folivoren Ernährungsweise generell weniger stark von Interaktionen geprägt werden (s. Kap. 4.1) und daher weniger Interesse wecken. Dies wurde auch in dieser Studie an dem vergleichsweise geringen Anteil des Sozialverhaltens an der Gesamtaktivität beider Fokusgruppen deutlich (s. Kap. 4.2). Je nach Habitatqualität und damit verbundener Nahrungsengpässe mag es zwar auch unter Langurenweibchen zur Ausbildung linearer Dominanzhierarchien kommen (z.B. *Presbytis comata*: RUHIYAT 1983; *Semnopithecus entellus*: SOMMER 1985, PODZUWEIT 1994; *Trachypithecus johnii*: POIRIER 1970b), doch sind diese nicht mit den streng formalisierten, oft nepotistischen Rangordnungen, wie sie z.B. bei Makakengesellschaften vorherrschen, zu vergleichen. Ein relativ auffälliges soziales Verhaltenselement weiblicher Colobinae ist das sogenannte 'Infant-handling' (auch 'Infant-Transfer'), das vermutlich mit dem für nahezu alle Schlank- und Stummelaffen charakteristischen Natakleid der Neonaten korreliert ist (ALLEY 1980). Dabei werden Jungtiere schon sehr früh, nicht selten kurz nach der Geburt, der Mutter abgenommen und von anderen Weibchen betreut, manchmal allerdings auch schlecht behandelt (z.B. SOMMER 1985). Die Bedeutung des 'Infant-handling' ist nicht eindeutig geklärt, die verschiedenen Hypothesen hierzu basieren letztendlich auf einer Kosten-Nutzen-Rechnung für Mutter, Baby und 'Infant-handler' (Überblick s. z.B. NEWTON & DUNBAR 1994: 326-327 und PAUL 1998: 192ff.).

In diesem Kapitel werden nun noch einige Aspekte des Sozialverhaltens von *Trachypithecus auratus* dargelegt. Neben den Beziehungen innerhalb der Gruppe sollen das Verhalten gegenüber fremden Artgenossen, besonders der Ablauf von Gruppenbegegnungen untersucht werden. Des Weiteren werden einige wesentliche Elemente der akustischen Kommunikation und deren soziale Funktion dokumentiert, wenn diese Daten auch nur in einer überwiegend deskriptiv gehaltenen Form dargestellt werden können. Zur Bioakustik der Colobinae liegen generell noch relativ wenige Daten vor, doch kommt diesem Wissenschaftszweig u.a. bei der Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen eine immer größere Bedeutung zu (GEISSMANN 2003; ZIMMERMANN 1992; ZIMMERMANN et al. 1988, 1995). Eine detaillierte Analyse des Lautrepertoires müßte allerdings in einer eigenen Studie erfolgen und konnte daher im Rahmen dieser Arbeit nur oberflächlich behandelt werden. Dennoch erschien es vor dem Hintergrund obiger Ausführung wichtig, die hierzu vorliegenden Informationen zu präsentieren.



## 4.5.2 Material und Methoden

### 4.5.2.1 Material

Die Lagurenlaute wurden mit Hilfe eines SHARP MD-MT 15 Mini Disc Players und einem SONY ECM-S959C Mikrofon aufgenommen. Zwei davon, d.h. die 'loud-calls' (s. 4.5.3), wurden von ARNE STÜNKEL im Rahmen seiner Zulassungsarbeit an der Tierärztlichen Hochschule Hannover analysiert und die Spektrogramme freundlicherweise zur Abbildung in vorliegender Dissertation zur Verfügung gestellt. Sonografiert wurde mit CANARY 1.2.4. für MACINTOSH (Auflösung der Analyse: Filter Bandwidth 349,70 Hz; Frame Length 512 Points; Auflösung der Darstellung: Time 128 Points; Overlap 75%; Frequency 86,13 Hz; FFT Size 512 Points; Clipping Level -80 dB; STÜNKEL, pers. Mitteilung).

### 4.5.2.2 Methoden

Die Daten zum Sozialverhalten wurden während des 'scan-sampling' und mittels der 'ad-libitum'-Technik erhoben (s. Kap. 2.2). Aus den bereits erwähnten Gründen (s. Kap. 4.2.2) werden auch hier nur das Verhalten der erwachsenen Tiere behandelt und die weiblichen Altersklassen 'subadult' und 'adult' zusammengefaßt. Die während des 'scan-sampling' erfaßten sozialen Verhaltensweisen (s. Anhang II) wurden für die Auswertung in folgende Kategorien eingeteilt:

- 'Grooming': aktiv und passiv
- Soziopositives Verhalten: Umarmen, Spielen
- Aggression
- Submission
- Sexualverhalten: Kopulationsaufforderung\*, Kopulation
- Mutter-Kind-Beziehung: aktiver und passiver Baby-Transfer, Infans-an-sich-nehmen

Zur besseren Vergleichbarkeit beider Gruppen beziehen sich die Ergebnisse auf den Beobachtungszeitraum August 1999 bis Juni 2000. Aufgrund des relativ geringen Anteils sozialer Verhaltensweisen am Gesamtaktivitätsbudget (s. auch Kap. 4.2) wurde in diesem Kapitel auf die Anwendung statistischer Prüfverfahren verzichtet.

\* Um Unklarheiten im Ergebnis- und Diskussionsteil zu vermeiden, müssen an dieser Stelle bereits einige Aspekte zum weiblichen Sexualverhalten vorweggenommen werden. Bis auf wenige Ausnahmen bilden Colobinae-Weibchen keine zyklischen Genitalschwellungen aus. Bei vielen asiatischen Schlankaffenarten, darunter *Trachypithecus auratus*, fordern die Weibchen das Männchen zur Kopulation auf, indem sie ihm wiederholt ihre Genitalregion präsentieren, dabei den Kopf in den Nacken werfen und ihn kräftig hin und her schütteln (Überblick s. DIXSON 1998; HRDY & WHITTEN 1987). Soweit bekannt liegen zu *Trachypithecus auratus* keine endokrinologischen Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen weiblicher Hormonsekretion und dem Sexualverhalten vor (vgl. z.B. DIXSON 1998). Dennoch gibt es verschiedene Gründe, die die Annahme rechtfertigen, dass weibliches Aufforderungsverhalten gehäuft während der Ovulationsphase auf-

tritt. Zum einen konnte dies bei Freilandbeobachtungen an *Semnopithecus entellus* unter Berücksichtigung weiterer Parameter wie Menstruationen und Geburten bestätigt werden (SOMMER 1985). Zum anderen zeigen auch Cercopithecinen-Weibchen endokrinologischen Studien zufolge um den Zeitpunkt des Eisprungs herum ein Maximum an Paarungsbereitschaft signalisierenden Verhaltensweisen (z.B. *Macaca mulatta*: CZAJA & BIELERT 1975, GOY & RESKO 1972; ZUMPE & MICHAEL 1983; *Papio ursinus*: BIELERT 1986). In dieser Arbeit wurden Kopulationsaufforderungen daher ebenfalls als Zeichen dafür gewertet, dass sich das entsprechende Weibchen in der Ovulationsphase befand. Zwar konnten einzelne Elemente wie Präsentieren oder das Kopfschütteln auch submissive Funktion haben, doch ließ sich dies im Kontext eindeutig von sexuellem Verhalten abgrenzen. Erwähnt werden muß noch, dass bei Hanumanlanguren-Weibchen auch ein postkonzeptionelles Östrusverhalten, d.h. Kopulationsaufforderungen während der Schwangerschaft, auftritt (SOMMER 1985). Ob dies bei *T. auratus* vorkommt, ist nicht bekannt und konnte im Rahmen dieser Studie nicht ermittelt werden. Dennoch erschien es unter Berücksichtigung verschiedener Aspekte wie den Gruppenumbruch, Geburten und Verhaltensbeobachtungen gerechtfertigt, Aufforderungen als äußeres Signal der Eisprungphase zu interpretieren.

In dieser Arbeit werden Weibchen, die Kopulationsaufforderungen zeigten, auch als 'empfangnisbereit', 'fortpflanzungsbereit', 'fertil', 'östrisch' bzw. 'im Östrus' bezeichnet (zum Östrus-Konzept s. BEACH 1976; DIXSON 1998; HRDY & WHITTEN 1987).

### 4.5.3 Ergebnisse

#### 4.5.3.1 Akustische Kommunikation

Neben diversen Fiep- und Kreischlauten, die sowohl Jungtiere als auch erwachsene Weibchen in angespannten Situationen wie Gruppenbegegnungen, aggressiven Auseinandersetzungen und während der Imponiersprünge des adulten Männchens (s.u.) von sich gaben, spielten in der Bioakustik von *T. auratus* v.a. vier Elemente eine Rolle: ein Warnruf, ein sogenannter Sammellaut, ein Huplaut sowie ein Keckern. Diese Rufe wurden nur von adulten und subadulten Tieren geäußert. Während Hup- und Keckerlaut anderen Gruppen bzw. fremden Männchen gegenüber zum Einsatz kamen und aufgrund ihrer größeren Reichweite auch als 'long-distance-' bzw. 'loud-calls' bezeichnet werden können, dienten erstere der Kommunikation innerhalb der Gruppe.

#### Warnruf

**Beschreibung:** Ein kurzer, einsilbiger, manchmal metallisch klingender Laut, der sich wie ein hastig artikuliertes 'MEK' anhörte.

**Funktion:** Dieser Ruf wurde von beiden Geschlechtern in verschiedenen Situationen, wie z.B. beim Entdecken einer Schlange oder bei plötzlichem Bemerkens der Anwesenheit der Beobachterin geäußert und veranlaßte die Artgenossen meist zur aufmerksamen Inspektion der Umgebung bzw. des vom Lautgeber fixierten Objektes;

falls sich die Tiere gerade am Boden aufhielten, folgte die Flucht auf Bäume, was insgesamt auf seine Funktion als Alarmsignal hindeutet. Ob für verschiedene Gefahrensituationen (z.B. auffälliges Objekt am Boden, im Baum, in der Luft) differenzielle Lautstrukturen verwendet wurden, ließ sich rein akustisch nicht feststellen und wurde im Rahmen dieser Arbeit nicht näher untersucht.

### Sammellaut

**Beschreibung:** Nasales 'GNAU' bzw. zweisilbiges 'GNA-AU'.

**Funktion:** Auch diesen Laut gaben beide Geschlechter, häufiger aber das Männchen von sich. Er wurde v.a. während des Fouragierens und Wanderns, des weiteren bei Begegnungen mit fremden Languren wiederholt geäußert und diente offensichtlich dem Zusammenhalt der Gruppe, weshalb man ihn auch Gruppenkohäsions-Laut nennen könnte. BECKWITH (1995) fand bei *Trachypithecus auratus* in West-Java ebenfalls einen als Kohäsionslaut fungierenden Ruf, doch ähnelte dieser seiner Beschreibung nach zu urteilen eher dem in dieser Studie registrierten Keckern.

### Huplaut

**Beschreibung:** Mehrsilbiger, aus Ex- und Inhalationsphasen zusammengesetzter Laut, der sich verbal am besten als eine Serie von 'HUH-UH' - Sequenzen beschreiben läßt (Sonagramm s. Abb. 4.31).

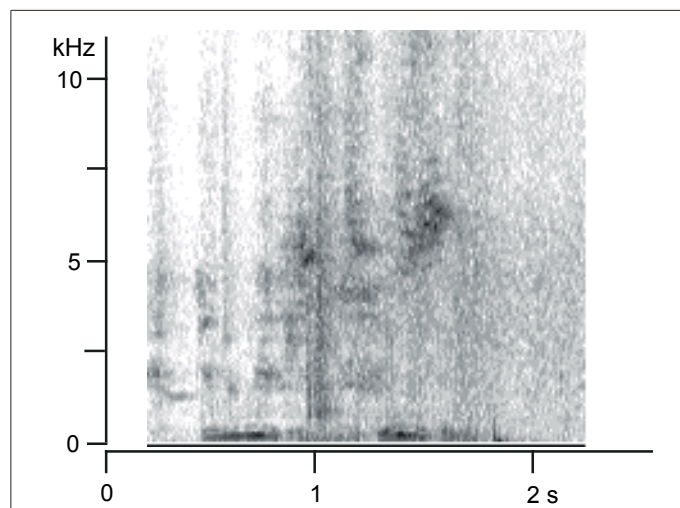


Abb. 4.31: Sonagramm eines Huplantes eines adulten *T. auratus* - Männchens.

**Funktion:** Der Huplaut ('whoop call'), einer der beiden 'long-distance-calls', wurde ausschließlich von adulten Männchen und nur in Verbindung mit Imponiersprüngen geäußert<sup>1</sup>. Dieses auch als 'jumping display' bezeichnete Verhaltensmuster wurde

<sup>1</sup> Auch die Weibchen vollführten gelegentlich Imponiersprünge, doch gaben sie dabei niemals Huplaute von sich.

hauptsächlich bei visueller und/oder akustischer Wahrnehmung fremder Männchen (z.B. als Antwort auf deren 'jumping display'), gelegentlich jedoch auch als Reaktion auf Donner sowie Motorengeräusche von Hubschraubern, Flugzeugen und Motorrädern gezeigt. Regelmäßige 'calling bouts' am frühen Morgen bzw. Abend, wie sie z.B. bei *Semnopithecus entellus* vorkommen (Vogel 1976), waren nicht zu vernehmen. Ein von Huplauten begleitetes Imponierverhalten ist auch von anderen Langurenmännchen bekannt (z.B. BERNSTEIN 1968: *Trachypithecus cristatus*; HOHMANN 1989: *Semnopithecus entellus*, *Trachypithecus johnii*) und soll v.a. dem 'spacing', also der Einhaltung eines gewissen Abstandes zwischen den Gruppen dienen. In dieser Studie schien dafür aber ein anderer Laut, das 'Keckern' (s.u.), verwendet zu werden. Das 'jumping display', das auch bei Gruppenbegegnungen im Nahbereich zum Einsatz kam, hatte mehr die Funktion einer Kraftdemonstration, womit vermutlich potentielle Rivalen von einem Näherkommen abgehalten und so eine physische Auseinandersetzung vermieden, gleichzeitig evtl. auch fremde Weibchen beeindruckt und damit abgeworben werden sollten (s. dazu auch BENNETT 1983).

### Keckern

**Beschreibung:** Mehrsilbiger, ebenfalls aus alternierenden In- und Exhalationsphasen bestehender Laut, der jedoch kürzer als der Huplaut war (s. Abb. 4.32) und sich wie ein kehliges 'HÄ-HÖ-HÄ-HÖ' anhörte.

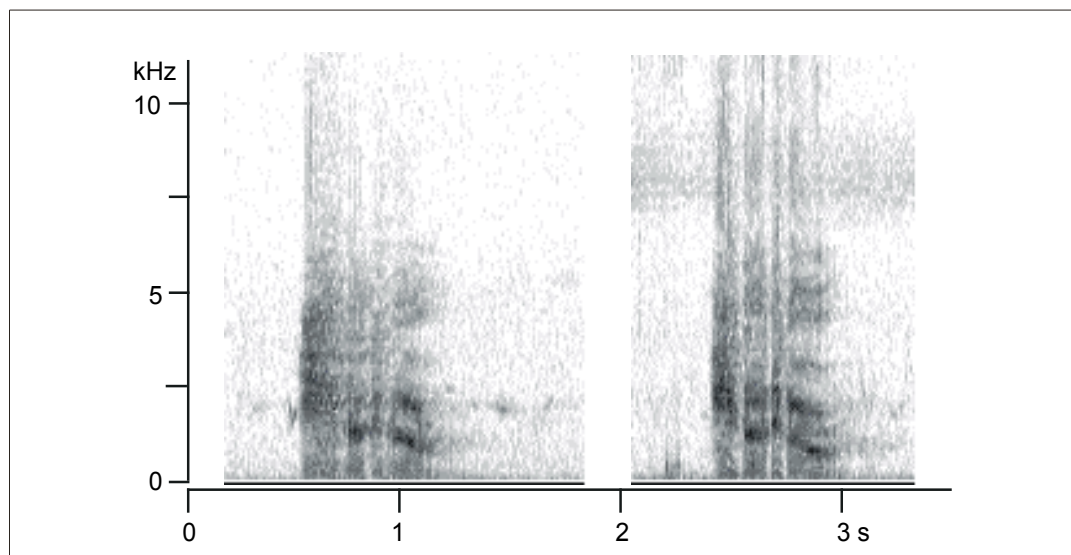


Abb. 4.32: Sonagramme zweier Keckerlaute eines adulten *T. auratus* - Männchens.

**Funktion:** Das Keckern wurde wie der Huplaut zwischen adulten Männchen ausgetauscht. Die Lautgeber befanden sich dabei, soweit beurteilt werden konnte, noch relativ weit voneinander entfernt, zumindest außerhalb des optischen Wahrnehmungsbe-

reiches und machten auch keine Anstalten, den jeweils anderen visuell zu erfassen bzw. sich ihm zu präsentieren, wie es beim Imponierverhalten die Regel war. Es wurde lediglich das Keckern des anderen beantwortet. Der ursprüngliche Auslöser blieb der Beobachterin jedoch verborgen. Ähnlich wie die dem 'spacing' dienenden Brüllchöre der mittel- und südamerikanischen Brüllaffen (GEISSMANN 2003) schien die Funktion des Keckerns darin zu bestehen, die Präsenz und Position der eigenen Gruppe anzuzeigen und somit die Einhaltung einer gewissen Distanz zwischen den Gruppen zu gewährleisten, evtl. um eine oft spannungsgeladene, kostenintensivere Gruppenbegegnungen zu vermeiden.

### 4.5.3.2 Verhalten innerhalb der Gruppe

#### 4.5.3.2.1 Weibchen

Abbildung 4.33 zeigt den prozentualen Anteil der verschiedenen sozialen Interaktionsformen am Gesamt-Aktivitätsbudget der erwachsenen Weibchen beider Gruppen. Mit Ausnahme des passiven 'Groomings', also des 'Gepflegt werden', handelt es sich dabei um aktiv ausgeführte Elemente. Es werden zunächst die einzelnen Kategorien und anschließend der Unterschied zwischen den Gruppen analysiert werden.

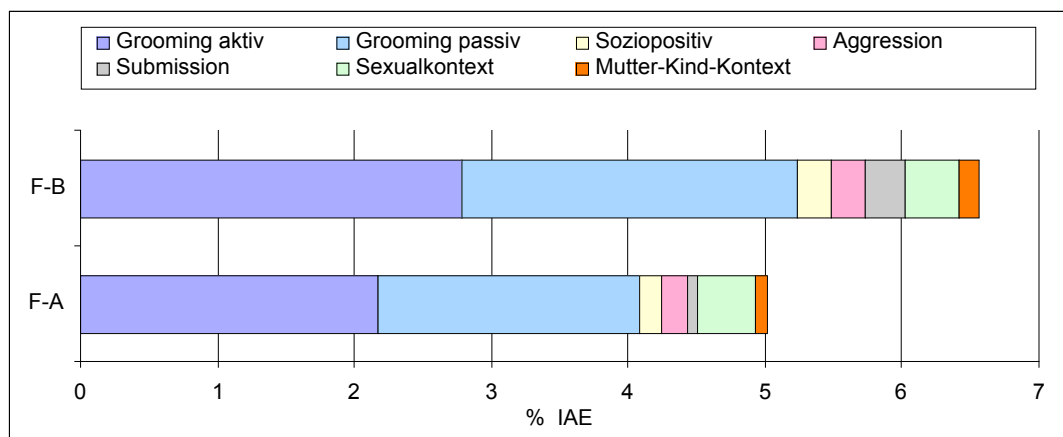


Abb. 4.33: Prozentualer Anteil der verschiedenen sozialen Verhaltensweisen am Gesamtaktivitätsbudget der Weibchen aus Gruppe A (F-A) und B (F-B). Beobachtungszeitraum: August 1999 - Juni 2000.

#### 'Grooming'

Wie der Darstellung zu entnehmen ist, wurde das Sozialverhalten der Langurenweibchen v.a. durch 'Grooming' geprägt. Bei Gruppe A entfielen hierauf 81,57%, bei Gruppe B 79,74% aller sozialer Interaktionen bzw. je 4,09% und 5,24% des weiblichen Gesamt-Aktivitätsbudgets. Für eine Rezeptoranalyse werden aufgrund des Gruppenumbruchs beide Beobachtungshälften getrennt betrachtet. Die Weibchen aus Gruppe A richteten von August - Dezember 1999 10,11% des aktiven 'Groomings' an ein Jungtier, 21,35% an das adulte Männchen und 68,54% an ein anderes Weibchen. Untersucht man nur das an Erwachsene gerichtete Fellpflegeverhalten, so entfielen

davon 23,75% auf das Männchen und 76,25% auf Weibchen. Da sich in jenem Zeitraum durchschnittlich 11,4 adulte/subadulte Individuen in der Gruppe befanden, standen einem Weibchen 10,4 potentielle 'Grooming'-Partner zur Verfügung (ein Männchen und 9,4 Weibchen), d.h. bei Gleichverteilung hätten der Haremshalter 9,62% ( $100\%/10,4$ ) und die Weibchen 90,38% ( $100\%/10,4 \times 9,4$ ) des 'Groomings' erhalten. Das adulte Männchen wurde demnach 2,47mal häufiger, die Weibchen 1,18mal seltener 'gegroomt' als erwartet. In der zweiten Beobachtungshälfte (Januar - Juni 2000) entfielen 11,90% des aktiven weiblichen Fellpflegeverhaltens auf das Männchen und 88,10% auf die Weibchen. Bei einer durchschnittlichen Anzahl von 11,67 Erwachsenen wäre jedes Individuum zu 9,37% ( $100\%/10,67$ ) 'gegroomt' worden. Damit wurde dem Haremshalter etwas öfter (1,11mal) das Fell gepflegt als erwartet, auf die Weibchen entfiel geringfügig (1,03mal) weniger (Erwartungswert für die Weibchen bei Gleichverteilung:  $100\%/10,67 \times 9,67 = 90,63\%$ ).

In Gruppe B richteten die Weibchen vor dem Gruppenumbruch 5,43% des aktiven 'Groomings' an das subadulte Männchen, 10,85% an den Haremshalter und 83,72% an ein anderes Weibchen. Besonders das junge, aber auch das adulte Männchen wurden damit seltener (2,83mal bzw. 1,42mal) gepflegt als bei Gleichverteilung zu erwarten gewesen wäre: Mit einer durchschnittlichen Gruppengröße von 7,5 Individuen hätte jedes der Männchen 15,38% des 'Groomings' erhalten müssen. Auf die Weibchen dagegen wären in jenem Fall nur 69,24% entfallen, sie wurden daher 1,21mal öfter als 'Grooming'-Partner gewählt. In der zweiten Beobachtungshälfte 'groomten' die Weibchen zu knapp 1% (0,93%) eines der beiden Babys. Betrachtet man nur das restliche, an erwachsene Gruppenmitglieder gerichtete Pflegeverhalten, so wurden - unter Berücksichtigung der in jenem Zeitraum vorliegenden mittleren Gruppengröße von 9,58 Erwachsenen - sowohl das Männchen mit 11,91% als auch die Weibchen mit 88,09% in etwa so häufig 'gegroomt' wie erwartet (Erwartungswert Männchen: 11,65%, Weibchen: 88,35%).

### **Soziopositives Verhalten**

Spielen und Umarmen machten bei Gruppe A 3,13% des weiblichen Sozial- bzw. 0,16% des Gesamtverhaltens aus, bei Gruppe B entfielen hierauf 3,75% bzw. 0,25%. In Gruppe A fand Spielen und Umarmen nur unter den Weibchen statt, während letzteres in Gruppe B auch an die Männchen gerichtet wurde. In dem Zeitraum, in dem sich der Subadulte noch in B befand, erhielt er ein Drittel aller Umarmungen, der Rest wurde unter den Weibchen ausgetauscht. Von Januar bis Juni 2000 schließlich entfielen 12,90% aller Umarmungen auf den Haremshalter und 87,10% auf die Weibchen.

## **Agonistisches und submissives Verhalten**

### **Gruppe A**

3,66% aller weiblicher Interaktionen (bzw. 0,18% des gesamten Aktivitätsbudgets) in Gruppe A waren agonistischer Natur und hauptsächlich (d.h. zu 76,47%) gegen ein anderes Weibchen gerichtet. Dabei handelte es sich zu 56,67% um Streitigkeiten im Futterkontext, des weiteren um Verdrängen von einem Ruheplatz (6,67%) sowie Maßregelung einer Unruhestifterin (3,33%). Wodurch die verbleibenden 33,33% jeweils ausgelöst wurden, war nicht eindeutig zu erkennen, doch fiel auf, dass sich diese nicht weiter einzuordnenden Aggressionen besonders an Tagen, an denen mehrere Weibchen östrisch waren, abspielten (s.u.). Eine monatliche Kontextanalyse der weiblichen Auseinandersetzungen zeigt, dass um Futter v.a. im September konkurriert wurde (Abb. 4.34a), wobei besonders junge Blätter eine Rolle spielten.

Das verbleibende Viertel (23,53%) aller agonistischen Elemente wurde Jungtieren, d.h. vor allem eigenen Kindern gegenüber geäußert. Auslöser hierfür war meist ein Bedrängen des Weibchens, oft während dies gerade mit der Nahrungsaufnahme oder mit 'Grooming' eines anderen Gruppenmitgliedes beschäftigt war, wodurch das Jungtier offensichtlich den Kontakt zur Mutterbrust herstellen wollte.

Submissives Verhalten wie das Präsentieren der Ano-Genitalregion oder freiwillige Platzaufgabe (s. auch VOGT 1997) wurde in Gruppe A kaum demonstriert. Elemente dieser Kategorie machten nur 1,40% des weiblichen Sozialverhaltens aus (bzw. 0,07% aller IAE). Knapp ein Drittel (30,77%) davon erfolgte gegenüber anderen Weibchen, der Rest war ausschließlich an den ab Januar residierenden neuen Haremshalter adressiert. Dies ist zum einen als Beschwichtigungsgeste gegenüber dem zunächst noch fremden Männchen zu deuten, hängt zum anderen aber auch mit der in der zweiten Beobachtungshälfte zu verzeichnenden höheren Anzahl östrischer Weibchen zusammen. Wie weiter unten noch analysiert werden wird, zeigten die Haremshalter östrischen Weibchen gegenüber ein z.T. aggressiv gefärbtes, possessives Verhalten, was wiederum zu vermehrter Subordination seitens der Weibchen führte.

### **Gruppe B**

Auch in Gruppe B trat weibliche Aggression vergleichsweise selten auf. Es entfielen hierauf 3,85% des weiblichen Sozialverhaltens bzw. 0,25% aller IAE. Im Gegensatz zu den A-Weibchen griffen die B-Weibchen auch den Haremshalter, als Reaktion auf sein allzu aggressives Verhalten östrischen Weibchen gegenüber, an. Die meisten agonistischen Handlungen (97,50%) jedoch richteten sich gegen ein anderes Weibchen. Neben Futterstreitigkeiten (30,78%), die überwiegend im April um Früchte von *Albizzia lebbekoides* und *Terminalia microcarpa* auftraten, führten v.a. die Geburten der beiden Langurenjungen im Mai 2000 zu einem hohen Prozentsatz an weiblicher Aggression (s. Abb. 4.34b). Besonders der erste Neuzuwachs weckte großes Interesse unter den weiblichen Gruppenmitgliedern, wodurch es immer wieder zu Auseinandersetzungen darüber kam, wer

sich neben die Mutter setzen bzw. ihr das Junge abnehmen durfte. Insgesamt ließen sich 20,51% aller agonistischen Aktionen als Konflikte um Neugeborene charakterisieren. Weitere 7,69% wurden gegenüber fremden Weibchen bei Neueintritt gezeigt, 5,13% entfielen auf Kontaktstörung zweier 'Grooming'-Partnerinnen, der Rest auf diverse Belästigungen wie Haare ziehen, Schubsen etc. mit unklarem Bezug.

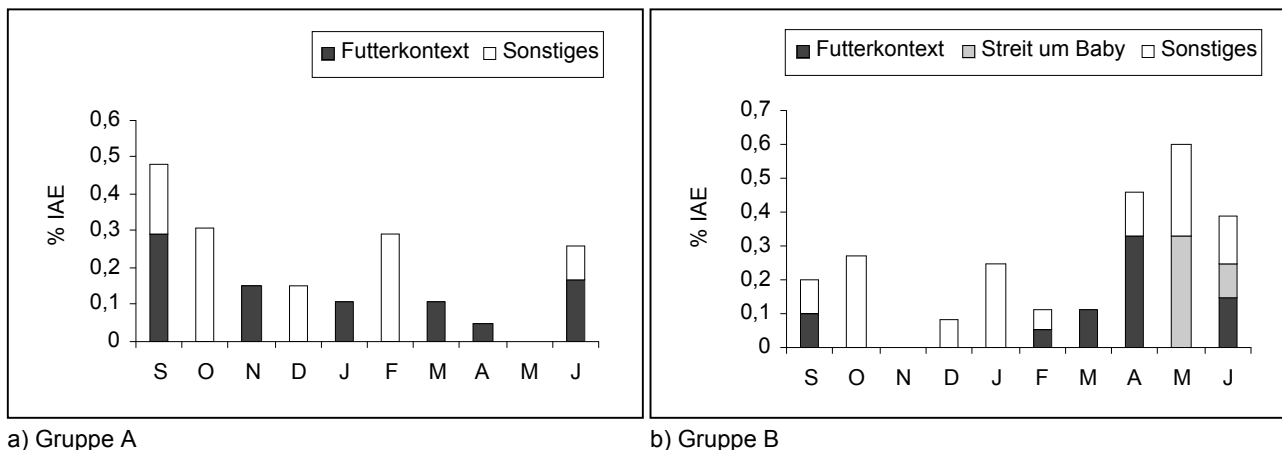


Abb. 4.34: Kontext des aggressiven Verhaltens (angegeben als prozentualer Anteil am monatlichen Gesamtaktivitätsbudget) der Weibchen beider Studiengruppen.

Im Vergleich zu Gruppe A zeigten die Weibchen in Gruppe B häufiger subordiniertes Verhalten (4,32% aller sozialer Interaktionen bzw. 0,28% aller IAE, s. Abb. 4.33). Gut ein Drittel davon (36,36%) galten einem anderen Weibchen und traten hauptsächlich bei den Streitigkeiten um die Jungtiere auf, 4,55% wurden dem subadulten Männchen und 59,09% dem adulten Männchen gegenüber demonstriert.

An dieser Stelle ist noch zu erwähnen, dass als weiteres agonistisches Element des weiblichen Sozialverhaltens Kopulationsstörungen (s. nächster Abschnitt) auftraten, doch wurden diese nie zum Zeitpunkt der Datenaufnahme registriert und daher hier nicht weiter behandelt. Es liegen allerdings 'ad-libitum'-Daten vor, die im nächsten Abschnitt präsentiert werden.

### Sexualverhalten

In Gruppe A entfielen auf Kopulationsaufforderungen 8,32%, in B 6,10% des Sozialverhaltens (bzw. je 0,43% und 0,40% des Gesamt-Aktivitätsbudgets). Erstaunlich selten kam es darauf hin jedoch auch zu einer Kopulation. So wurden in Gruppe A nur 15,38% aller weiblichen Aufforderungen beantwortet, während der Haremshalter B auf 19,64% reagierte. Die B-Weibchen boten sich zudem - wenn auch seltener - dem jüngeren Männchen an. So waren 23,81% aller von August - Dezember 1999 registrierten Kopulationsaufforderungen an den Subadulten gerichtet, wovon wiederum ein Viertel zu einer Paarung führten.



### *Kopulationsstörungen*

Kam es zu einer Kopulation, so wurde diese manchmal durch ein oder mehrere andere Weibchen gestört, indem sie sich dem Männchen sehr aufdringlich anboten, ihm ins Gesicht faßten bzw. es an den Haaren zogen oder um das Paar herum heftige Imponiersprünge vollführten. Das sich paarende Weibchen blieb meist unbehelligt. Im folgenden werden die beobachteten Störungen näher analysiert.

1. Nicht alle Kopulationen wurden beeinträchtigt. In Gruppe A wurden über den gesamten Beobachtungszeitraum 33 Paarungen registriert, wovon 17 (51,51%) gestört wurden. In Gruppe B kopulierte der Haremshalter insgesamt 55mal, wobei er 16mal (29,09%) belästigt wurde. Auch der Subadulte konnte, solange er sich noch in Gruppe B befand, insgesamt dreimal bei einer Paarung beobachtet werden. Dabei hielten er und seine jeweilige Partnerin sich stets etwas abseits der Gruppe und meist in dichter, schlecht einsehbarer Vegetation auf, so dass sie vermutlich nicht bemerkt wurden und es daher auch zu keiner Unterbrechung - auch nicht seitens des Haremshalters - kam.
2. In Gruppe A waren acht der 17 Störversuche (47,06%) erfolgreich, in Gruppe B elf von 16 (68,75%). Dies äußerte sich darin, dass das Männchen die Kopulation unterbrach und das störende Weibchen attackierte bzw., falls dieses die Flucht ergriff, verfolgte.
3. Die Aggressorin konnte zwar nicht immer identifiziert werden, doch wurden in Gruppe A sechs (35,29%), in Gruppe B elf (68,75%) Hinderungsversuche eindeutig von einem östrischen Weibchen initiiert. Die restlichen Begebenheiten ließen sich aufgrund schlechter Sichtbedingungen bzw. zu hektischen Ablaufs nicht näher bewerten, doch gab es einige weitere Hinweise dafür, dass Störungen stets von östrischen Weibchen ausgingen (s. 4. - 6.)
4. Kopulationsstörungen traten nur an Tagen auf, an denen sich mehr als ein Weibchen im Östrus befand.
5. An den Tagen, an denen Kopulationen, doch keine Störversuche beobachtet werden konnten, war in Gruppe A immer nur eines der Weibchen östrisch. In Gruppe B war dies an neun von elf Tagen der Fall. An den beiden anderen Tagen (23.09.1999 und 18.01.2000) zeigten zwei Weibchen eindeutiges Aufforderungsverhalten, machten jedoch keine Anstalten, die registrierten Paarungen des Männchens mit der jeweiligen Konkurrentin zu behindern. Am 23.09. allerdings konnte beobachtet werden, dass sich eines der beiden östrischen Weibchen in dem Moment, in dem der Haremshalter in seiner Nähe mit dem anderen Weibchen kopulierte, auffällig dem subadulten Männchen anbot (das jedoch nicht weiter darauf reagierte).
6. Die Verteilung der pro Monat registrierten Paarungen und Störversuche über den Beobachtungszeitraum zeigt (s. Abb. 4.35), dass es in Gruppe A erstens vor dem Gruppenumbruch nur selten zu Kopulationen kam und diese zweitens nie behindert wurden. Dies dürfte damit zusammenhängen, dass vor dem Umbruch in Gruppe A nahezu alle Weibchen abhängigen Nachwuchs zu versorgen hatten und daher vermutlich noch nicht wieder fertil waren.

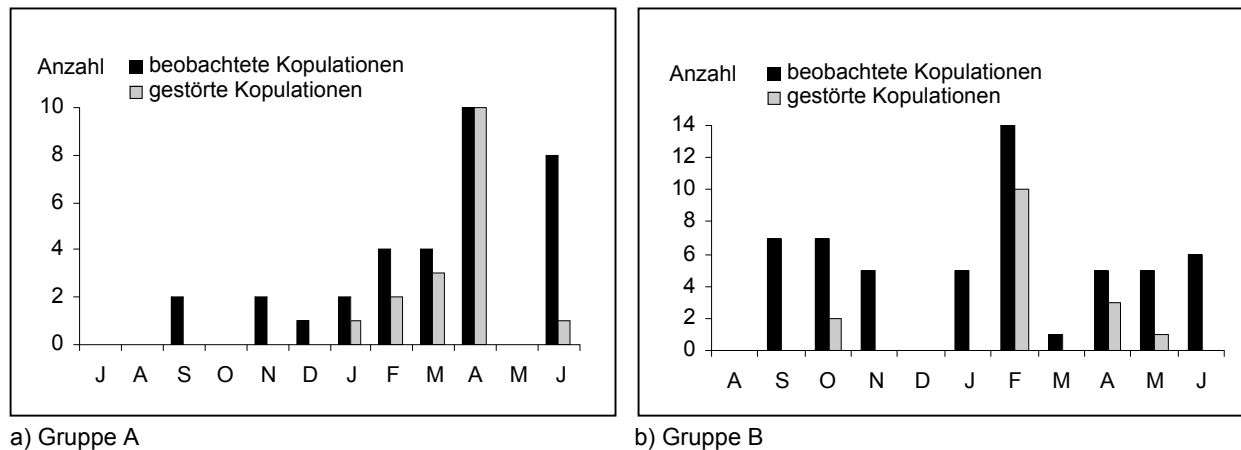


Abb. 4.35: Anzahl der im Beobachtungszeitraum registrierten Kopulationen sowie Kopulationsstörungen in den Studien-  
gruppen (Gruppe B Aug. - Dez.: ausschließlich Kopulationen mit dem Haremshalter).

Obigen Ergebnisse zufolge wurden Kopulationen also von anderen empfängnisbereiten Weibchen zu verhindern versucht, während nicht-östrische Weibchen daran nicht interessiert zu sein schien. Des weiteren war besonders an den Tagen, an denen sich mehrere Weibchen im Östrus befanden, oftmals eine erhöhte Aggressionsbereitschaft unter den weiblichen Gruppenmitgliedern festzustellen, die sich weder mit Futterneid noch Konkurrenz um andere begehrte Ressourcen wie z.B. Trinkstellen, schattige Ruheplätze usw. in Verbindung bringen ließ.

Gegen *Kopulationsaufforderungen* wurde zwar niemals direkt etwas 'unternommen', doch veranlaßten diese nicht selten ein zweites östrisches Weibchen dazu, sich dem Haremshalter sogleich selber anzubieten.

### **Mutter-Kind-Beziehung**

In den Mutter-Kind-Kontext, worauf 1,62% des Sozialverhaltens der A-Gruppe und 2,25% der B-Gruppe (je 0,08% und 0,15% aller IAE) entfielen, gehörte u.a. das für viele Colobinae typische 'Infant-handling', d.h. der Baby-Transfer unter weiblichen Gruppenmitgliedern. Auslöser für dieses Verhalten dürfte, wie in dieser Studie besonders in Gruppe B zu sehen war, das Natakleid der Neonaten sein; bei *Trachypithecus* ein leuchtendes Orange, das in auffälligem Kontrast zum schwarzen Erwachsenenkleid steht. In Gruppe B fanden, wie oben beschrieben, v.a. um das erste der beiden im Mai geborenen Jungtiere regelrechte Raufereien statt. Dies könnte damit zusammenhängen, dass Neugeborene gleich nach der Geburt eine besondere 'Attraktion' darstellen und der Geburtstag dieses Jungen direkt in den 'scan-sampling'-Block fiel, während alle anderen Kinder, die im Laufe der Beobachtungszeit in den Fokusgruppen geboren wurden, außerhalb der monatlichen Datenaufnahme zur Welt kamen. Doch auch diese erregten die Aufmerksamkeit anderer

Weibchen und wurden herumgereicht. Hatte eine 'Allomutter', wie die Abnehmerinnen auch bezeichnet werden, ein Baby in ihre Obhut gebracht, so untersuchte sie es meist von allen Seiten, beschnupperte es, leckte es ab oder 'groomte' sein Fell. Mißhandlungen (s. z.B. VOGT 1997) wurden weder in Gruppe A noch in Gruppe B beobachtet.

#### 4.5.3.2 Männchen

Um das Verhalten der einzelnen Männchen besser vergleichen zu können, werden die beiden Beobachtungshälften (vor bzw. nach dem Gruppenumbruch) getrennt voneinander betrachtet. Die drei unteren Balken in Abbildung 4.36 geben die sozialen Interaktionen der beiden Haremshalter (M-A ZR1 bzw. M-B ZR1) sowie des subadulten Männchens (SAM-B ZR1) von August bis Dezember 1999 wieder, die oberen zwei stellen das Verhalten von Haremshalter B (M-B ZR2) und A (SAM-B ZR2, = ehemaliges subadultes B-Männchen) im zweiten Abschnitt der Feldphase (Januar bis Juni 2000) dar.

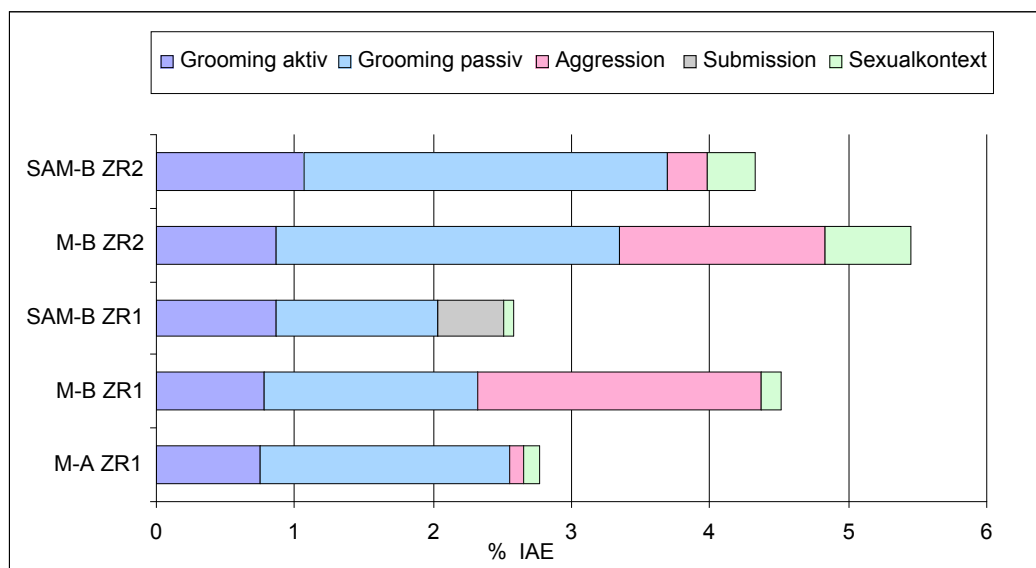


Abb. 4.36: Prozentualer Anteil der verschiedenen sozialen Verhaltensweisen am Gesamtaktivitätsbudget der Männchen aus Gruppe A (M-A bzw. SAM-B ZR2) und B (M-B bzw. SAM-B ZR1) im Beobachtungszeitraum August - Dezember 1999 (ZR1) und Januar - Juni 2000 (ZR2).

#### 'Grooming'

Auch das männliche Sozialverhalten wurde zu einem großen Teil von 'Grooming'-Interaktionen geprägt. Vor allem bei dem A-Männchen und dem Subadulten machte diese Kategorie einen sehr hohen Prozentsatz von 92,06% bzw. 78,76% in ZR1 und 83,86% in ZR 2 aus (was jeweils einem Anteil von 2,55% (Männchen A) bzw. 2,04% (SAM ZR 1) und 3,69% (SAM ZR 2) am Gesamtbudget entsprach). Bezogen auf das gesamte Aktivitätsbudget verbrachte der Haremshalter B annähernd gleich viel Zeit mit 'Grooming' wie die beiden anderen Männchen (2,33% aller IAE in ZR 1 und 3,34% in ZR 2), doch umfaßte es aufgrund des bei ihm auffällig erhöhten agonistischen Verhaltens (s.u.) nur jeweils 50,87% (ZR 1) bzw. 60,62% (ZR 2) aller sozialer Interaktionen.

Im Gegensatz zu dem annähernd ausgeglichenen Verhältnis zwischen aktivem und passivem 'Grooming' der Weibchen erhielten die Männchen mehr Fellpflege als sie selber gaben. Der aktive Anteil lag bei allen Männchen und in beiden Beobachtungszeiträumen zwischen 0,75 und 1,06% aller IAE. Jungtiere wurden niemals 'groomt'. In ZR 1 richtete der Haremshalter B 72,73% des Fellpflegeverhaltens an das subadulte Männchen und 27,27% an die Weibchen. Analog zu obiger Rechnung (s. 4.5.3.2.1) wurde der Subadulte damit 4,73mal mehr, die Weibchen 3,10mal weniger 'groomt' als man bei einer Gleichverteilung erwartet hätte (Erwartungswert für den Subadulten:  $100\%/6,5 = 15,38\%$ ; für die Weibchen:  $100\%/6,5 \times 5,5 = 84,62\%$ ). Das junge Männchen wiederum 'groomte' zu 81,82% und damit 5,32mal häufiger als erwartet das adulte Männchen, und zu 18,18% und damit 4,65mal seltener als erwartet die Weibchen.

Wie der Abbildung weiterhin zu entnehmen ist, erhielten der Haremshalter B und der Subadulte in ZR 2 mehr Fellpflege als in ZR 1. Bei ersterem ist dies vermutlich auf eine in ZR 2 relativ höhere Aggressivität den Weibchen gegenüber zurückzuführen (s.u.), während es bei letzterem v.a. mit seinem Aufstieg zum bzw. seiner Position als neuer Haremshalter in Verbindung stand.

### **Soziopositives Verhalten**

Ein soziopositives Element, das 'Umarmen', zeigten die Männchen zwar gelegentlich (sowohl gegenüber Weibchen als in B auch gegenüber dem jeweils anderen Männchen), doch kam es nie während der Datenaufnahme vor.

### **Agonistisches und submissives Verhalten**

Im Vergleich zu seinen Geschlechtsgenossen legte der Haremshalter B ein wesentlich aggressiveres Verhalten an den Tag. In ZR 1 entfielen hierauf 44,54% seines Sozial- bzw. 2,04% des Gesamtverhaltens. Beim A-Männchen dagegen waren nur 0,11% aller IAE bzw. 3,97% aller sozialer Handlungen agonistischer Natur, während der Subadulte in ZR 1 überhaupt keine Aggressionen zeigte. Die erhöhte Aggressivität des B-Männchens lag zum einen an der Anwesenheit des jüngeren Männchens, dem gegenüber es immer wieder seine Dominanzansprüche demonstrierte. Besonders an Tagen, an denen sich eines bzw. mehrere Weibchen im Östrus befanden, kam es zu häufigen Zusammenstößen, wobei der Subadulte nicht einmal offenes Interesse an den fertilen Weibchen bekunden mußte, sondern allein seine Anwesenheit in deren Nähe Anlaß für eine Verfolgung seitens des Haremshalters bot. Der Rezeptoranalyse zufolge richteten sich in ZR 1 37,93% aller agonistischer Aktionen des B-Männchens gegen seinen jüngeren Rivalen, der Rest galt den Weibchen. Damit entfielen auf den Subadulten ca. 2,5mal mehr Aggressionen als bei statistischer Gleichverteilung. 72,73% ließen sich auf sexuelle Konkurrenz zurückführen, in 9,09% wurde der Subadulte von einem Ruheplatz verdrängt, die restlichen Fälle blieben unklar. Das junge Männchen signalisierte oft mit beschwichtigendem Verhalten wie Präsentieren seine Subordination, so dass diese Verhaltenskategorie in ZR 1 noch ein fester Bestandteil seines Sozialverhaltens war (18,15% bzw. 0,47% aller IAE).

Der Haremshalter B verhielt sich jedoch auch den Weibchen gegenüber aggressiver als das A-Männchen bzw. in ZR 2 der Subadulte. Von August bis Dezember 1999 betrug gegen Weibchen gerichtete Aktionen 1,27% aller IAE des B-Mannes, von Januar bis Juni 2000 1,42%. Im Vergleich dazu machten diese bei dem jeweils anderen Haremshalter nur 0,11% aller IAE (Männchen A in ZR 1) bzw. 0,28% (Subadulter in ZR 2) aus. Wie im folgenden gezeigt wird, war dafür u.a. die Anzahl östrischer Weibchen verantwortlich. Hierzu muß zunächst bemerkt werden, dass alle Haremshalter, besonders aber der B-Langurenmann, empfängnisbereiten Partnerinnen gegenüber ein possessives Verhalten an den Tag legten, das sich in ständigem Überwachen äußerte. Hielt sich ein Weibchen zu weit am Rand der Gruppe auf oder blieb es z.B. während des Fouragierens etwas zurück, so wurde es sofort von dem Haremshalter in die Gruppe zurückgescheucht und hatte dabei zuweilen auch mit physischer Gewalt (am Fell reißen, evtl. sogar Bisse) zu rechnen. Ein besonders hoher Streßfaktor lag an Tagen vor, an denen mehrere Weibchen östrisch waren bzw. wenn es zu Gruppenbegegnungen kam.

Vor diesem Hintergrund sei nun zuerst ZR 1 betrachtet. In diesem Zeitraum hatten in Gruppe A nahezu alle Weibchen abhängigen Nachwuchs, weshalb nur wenige in Östrus kamen. Insgesamt wurden in A an zehn von 25 'scan-sampling'-Tagen, in Gruppe B an 16 von 25 'scan-sampling'-Tagen östrische Weibchen registriert. Dabei war in A offensichtlich nur jeweils ein Weibchen fertil, in B an drei der 16 Tage mindestens zwei oder mehr. Analysiert man den Kontext männlicher Aggression, so standen bei Haremshalter A 50% in Zusammenhang mit possessivem Verhalten (der Rest blieb unklar), bei Haremshalter B hiermit 66,67%, der Rest entfiel auf Verdrängen von einer Futterquelle (27,78%) bzw. von einem Sitzplatz (5,55%). Des Weiteren wirkte das Verhalten des B-Männchens im Vergleich zu dem des A-Männchens generell etwas unerfahrener und besonders in Streßsituationen konfuser bzw. hektischer, was sich z.T. auch auf die ganze Gruppe übertrug, die oftmals einen wesentlich unruhigeren Eindruck machte als Gruppe A. Diese Unerfahrenheit wiederum war auf das vermutlich geringere Alter des B-Männchens (s. Kap. 4.1) zurückzuführen.

In ZR 2 jedoch waren an den 'scan-sampling'-Tagen in Gruppe A öfter bzw. mehr empfängnisbereite Weibchen zu verzeichnen als in B. So befand sich in ersterer an elf der 30 Tage eine, an den restlichen 19 Tagen sogar mehr als eine der Langurenfrauen im Östrus. In Gruppe B waren an 13 Tagen eine, an 14 mehrere fertil. Dennoch verhielt sich der Haremshalter A weniger aggressiv gegenüber den Weibchen als Haremshalter B. Dies lag z.T. sicherlich an der für den Subadulten neuen, ungewohnten Situation als Haremshalter und den ihm noch fremden Weibchen, denen er zunächst mit etwas Zurückhaltung begegnete. Zumindest in den ersten drei bis vier Wochen nach dem Umbruch schien das neue Männchen noch keine bedeutende Rolle in der Gruppe zu spielen, d.h. es hatte den Anschein, als würde es die Weibchen mehr oder weniger begleiten, ohne richtig in die Gruppe integriert zu sein. Dieser Neuheits-Effekt hatte sich jedoch nach einiger Zeit gelegt und trotzdem blieb das Männchen weiterhin vergleichsweise friedlich. Seine wenigen aggressiven Handlungen standen zu 25% in Verbindung mit östrischen Weibchen, weitere 25% waren im Fut-

terkontext anzusiedeln, der Rest richtete sich gegen Kopulations-Störerinnen (25%) bzw. war nicht weiter zu identifizieren. Das B-Männchen verdrängte in 24,39% aller Auseinandersetzungen ein Weibchen von einem Futter- oder Sitzplatz, 52,17% seiner Aggressionen waren Teil des possessiven Verhaltens (der Rest blieb unklar). Seine oben erwähnte Ruhelosigkeit und erhöhte Aggressivität schienen daher nicht nur auf seiner im Vergleich zum ersten A-Männchen größeren Unerfahrenheit basiert, sondern auch einen individuellen Charakterzug dargestellt zu haben.

### **Sexualverhalten**

Die Reaktion der Männchen auf weibliche Kopulationsaufforderungen wurde oben bereits besprochen. Aufgrund des Reproduktionszustandes der A-Weibchen in ZR 1 kam es in diesem Zeitraum selten zu Kopulationen, weshalb diese Kategorie nur 3,97% des Sozialverhaltens bzw. 0,11% aller IAE des A-Mannes umfaßte. In Gruppe B waren an den 'scan-sampling'-Tagen in ZR 2 öfters bzw. mehr Weibchen östrisch als in ZR 1 (s.o.), womit sich das in ZR 2 erhöhte Sexualverhalten des B-Haremshalters erklären läßt (ZR 1: 0,14%, ZR 2: 0,62% aller IAE). Der Subadulte hatte in ZR 1 einige heimliche Paarungen vollziehen können, welche 0,08% seines Aktivitätsbudgets ausmachten. Nach seinem Wechsel zu Gruppe A verhielt er sich den Weibchen gegenüber zunächst sehr zurückhaltend und ignorierte deren Aufforderungen regelrecht, doch kam es im weiteren Verlauf der Studie immer häufiger zu Kopulationen, so dass das Sexualverhalten in ZR 2 auf 0,35% aller IAE anstieg.

### **4.5.3.3 Verhalten gegenüber gruppenfremden Individuen**

#### **4.5.3.3.1 Eintritte 'neuer' Weibchen**

Einer der Eintritte eines fremden Weibchens fand an einem 'scan-sampling'-Tag, dem 13.12.1999, bei Gruppe B statt, so dass sich Ablauf und Verhalten der Beteiligten genau dokumentieren ließen. Dies sowie der weitere Integrationsvorgang sollen im folgenden geschildert werden.

13.12.1999, 3. 'scan-sampling'-Tag bei Gruppe B:

Gegen 15:30h, die Gruppe befindet sich in J3b, scheint eines der B-Weibchen das fremde Weibchen bereits zum ersten Mal entdeckt zu haben, da es einen Warnruf-ähnlichen Laut von sich gibt, der zugleich die Aufmerksamkeit einiger anderer Gruppenmitglieder, u.a. des adulten und subadulten Männchens, weckt. Der Beobachterin bleibt der Auslöser für den Alarmruf jedoch verborgen und es passiert nichts weiter. Um 16:30h zieht sich Gruppe B nach einer kurzen Nahrungsaufnahmephase in J3d langsam in einen der in J3c stehenden großen Ficus-Bäume zurück. Die Gruppenmitglieder treffen nach und nach ein und suchen sich einen Ruheplatz. Als um 16:36h ein weiteres Weibchen in den Baum kommt, wird es aufgrund seines auffällig rot getönten Rückenfells von der Beobachterin zunächst für eines der bekannten B-Weibchen gehalten, das ebenfalls einen leichten Rotstich aufweist. Sofort jedoch wird es von zwei subadulten Weibchen heftig attackiert und vertrieben. Es flüchtet aus dem Feigenbaum, bleibt aber in der Nähe. Der Beobachterin fällt auf, dass es auf ihre Anwesenheit sehr scheu reagiert, d.h. sich, sobald es direkt angesehen wird, etwas in der Vegetation versteckt und Ansätze zur Flucht zeigt. Wendet die Beobachterin den Blick ab, so bleibt es sitzen. Als in einem günstigen Moment eine verlässliche Zählung gelingt, bestätigt sich der Verdacht, dass es sich bei dem Weibchen um ein fremdes, neu dazu gestoßenes Tier handeln muß. Solange sich das Weibchen am Rand der Gruppe, außerhalb des Ficus

aufhält, wird es von den B-Weibchen nicht weiter belästigt, doch stets im Auge behalten. Im weiteren Verlauf des Tages startet es wiederholt Versuche, sich in die Gruppe zu integrieren, doch wird es von den ansässigen Weibchen immer wieder angegriffen und verjagt. Einige subadulte Weibchen zeigen ihm gegenüber aber auch submissives Verhalten. Erstaunlicherweise scheinen sich weder der Haremshalter noch das subadulte Männchen besonders für die Neue zu interessieren. Zwar startet der Haremshalter während ihrer kurzen Aufenthaltsperioden innerhalb der Gruppe einige Kopulationsversuche, doch beachtet er sie, sobald sie sich wieder im 'Abseits' befindet, nicht weiter. Ob das fremde Weibchen speziell seine Nähe innerhalb der Gruppe aufsucht, kann aufgrund der Abwehr seitens der B-Weibchen nicht weiter beurteilt werden. Wandert die Gruppe weiter, so folgt es ininigem Abstand nach. Als die Datenaufnahme am Abend beendet und das Studiengebiet verlassen wird, hält es sich ca. 50m von der Gruppe entfernt auf.

14. und 15.12.99:

Das neue Weibchen verbringt immer mehr Zeit näher bei und z.T. auch in der Gruppe, wo es von den B-Weibchen zunehmend geduldet wird. Zwar kommt es gelegentlich noch zu Angriffen, doch nimmt deren Frequenz und Intensität kontinuierlich ab. Trotzdem verhält sich die Neue weiterhin sehr zurückhaltend und vorsichtig, z.B. indem sie bei der Nahrungsaufnahme anderen den Vortritt lässt oder sich 'automatisch' an den Rand der Gruppe begibt und stets abwartet, was die anderen tun. Der Haremshalter zeigt mittlerweile ein sehr starkes Interesse an der Neuen und hält sich fast ununterbrochen in ihrer Nähe auf - ohne sie jedoch so eifersüchtig zu bewachen, wie es bei östrischen Weibchen der Fall ist - und kopuliert des öfteren mit ihr. Der Subadulte gibt sich weiterhin desinteressiert, doch nimmt auch er, als sich der Haremshalter einmal für einige Augenblicke etwas abseits der Gruppe befindet, eine Gelegenheit zur Paarung wahr.

Im Laufe der Zeit wird das neue Weibchen immer stärker in die Gruppe integriert. Es gewöhnt sich zudem sehr schnell an die Anwesenheit der Beobachterin, so dass es bereits beim nächsten 'scan-sampling'-Block im Januar relativ problemlos beobachtet werden kann.

#### **4.5.3.3.2 Verhalten gegenüber solitären Männchen**

Am 09.04. und 01.05.2000 tauchte in unmittelbarer Nähe von Gruppe A ein solitäres Männchen auf, woraufhin die Weibchen Warn- und schrille Kreischlaute äußerten und flüchteten, der A-Haremshalter den Eindringling angriff, verfolgte und aus dem Gebiet jagte. Anschließend gab er für ca. 20 Minuten wiederholt Keckerlaute von sich, die allerdings nicht erwidert wurden.

#### **4.5.3.3.3 Kontakte mit anderen Gruppen**

Kontakte zwischen zwei (oder, was aber selten vorkam, mehreren) Langurengruppen kamen auf zweierlei Arten zustande, welche weiterhin auch als 'Gruppensichtung' und 'Gruppenbegegnung' bezeichnet werden:

- Gruppensichtung: Im Laufe des Tages war die Anwesenheit einer anderen Gruppe im Studiengebiet visuell und/oder akustisch (evtl. auch olfaktorisch) wahrzunehmen, doch befand sich diese nicht in unmittelbarer Nähe, sondern relativ weit, d.h. mindestens 50 m von der Fokusgruppe entfernt. Hier ist anzumerken, dass der Beobachterin mit Sicherheit einige der von der Fokusgruppe registrierten, aber nicht weiter beantworteten Sichtungen entgingen.
- Gruppenbegegnung: Im Tagesverlauf näherten bzw. kreuzten sich die Wanderrouten zweier Gruppen, so dass sich diese zeitweise in unmittelbarer Nähe, d.h. in einer Entfernung von ca.

fünf bis 30 m zueinander aufhielten. Kontakte dieser Art fanden stets in den Überlappungsbereichen der Wohngebiete statt, während sich die Gruppen bei Sichtungen an ganz unterschiedlichen Positionen ihres 'home-range' aufhalten konnten.

Die Anwesenheit fremder Languren löste innerhalb der eigenen Gruppe meist eine gewisse Unruhe aus, d.h. vor allem der Haremshalter, aber auch die anderen erwachsenen Mitglieder gaben wiederholt Sammellaute von sich, die Weibchen und Jungtiere begannen zu fiepen oder zu kreischen und zeigten Furchtgrinsen, und der Haremshalter verstärkte sein kontrollierendes, z.T. aggressives Verhalten gegenüber östrischen Weibchen. Je näher die andere Gruppe, desto größer die Anspannung. Den fremden Artgenossen wurde eine der folgende Reaktionen entgegengebracht:

1. Keine Reaktion: Beide Gruppen nahmen durch gelegentliches Observieren Notiz von der Anwesenheit der anderen Artgenossen, doch kam es zu keiner weiteren Handlung. Dies konnte bei einer Sichtung, v.a. wenn sich beide Langurengruppen innerhalb ihres eigenen 'home-range' aufhielten, der Fall sein, doch liefen auch manche Begegnungen auf diese Weise ab.
2. Keckern: Die adulten Männchen tauschten Keckerlaute aus, die restlichen Gruppenmitglieder schienen nach anfänglichem Observieren desinteressiert. 'Keckerduette' traten hauptsächlich als Fernkommunikationsmittel, also bei Sichtungen auf, konnten aber in der Regenzeit, als die Vegetation sehr dicht und der visuell wahrnehmbare Bereich daher stark begrenzt war, gelegentlich auch bei Begegnungen registriert werden.
3. Offene und provokative Präsentation der Anwesenheit: Dies war eine typisch männliche Reaktion auf Sichtungen und Begegnungen, bei der sich der Haremshalter auf einem exponierten, weithin sichtbaren Aussichtspunkt entweder in eine frontal gegen die andere Gruppe gerichtete Sitzposition mit weit gespreizten Beinen begab und zu den anderen hinüber starrte, oder kraftvolle, von Huplauten begleitete Imponiersprünge vollführte. Beide Verhaltensweisen lösten unter den Weibchen und Jungtieren stets lautes Gekreische aus, wobei sie sich zudem häufig um den sich auffällig präsentierenden Haremshalter scharten und somit ihre Anwesenheit ebenfalls offen kundtaten.
4. Vorstoß gegen die andere Gruppe: Die Mitglieder einer Gruppe, d.h. meist das adulte Männchen, gelegentlich aber auch die Weibchen, näherten sich demonstrativ (also rasch und direkt) der fremden Gruppe, doch wurde der eigene 'home-range' dabei nicht verlassen. Diese Konfrontationen spielten sich daher meist in den Überlappungsbereichen ab (in einigen wenigen Fällen war die fremde Gruppe in den Kernbereich des Wohngebietes der Fokusgruppe vorgeedrungen) und konnten folgenden Verlauf nehmen:
  - a) Die anderen Artgenossen zogen sich, ehe es zu einer Konfrontation kam, von selber zurück.
  - b) Die sich annähernden Languren stoppten, sobald sie sich näher an der fremden Gruppe befanden, ihren Vormarsch und es ereignete sich entweder bis auf gegenseitiges Beobachten oder auffälliges Präsentieren (demonstrative Sitzhaltung und Imponiersprünge seitens der



Haremshalter, Kreischen der Weibchen und Jungtiere), nichts weiter; oder die Situation ging in ein Wechselspiel wiederholten Annäherns und Zurückziehens über, indem die fremde Gruppe nun ihrerseits ein Stück vordrang, die anderen sich wieder etwas zurückzogen usw.. Die Begegnungen endeten entweder damit, dass sich eine der beiden Gruppen aus dem Gebiet entfernte, oder aber sie eskalierten in ein- bzw. auch gegenseitigen Angriffen wie Verfolgungsjagden und aggressiven, physischen Interaktionen, die hauptsächlich zwischen den adulten Männchen ausgetragen wurden. Dabei wurden dem anderen nicht nur Haare ausgerissen, sondern vermutlich auch Bisse zugefügt. Dies konnte aufgrund des schnellen Ablaufs zwar nie direkt beobachtet werden, doch wiesen die Männchen gelegentlich rißförmige Wunden (u.a. an Beinen und Füßen) auf, die sehr wahrscheinlich durch scharfe Eckzähne verursacht worden waren.

- c) Die vorstoßenden Languren griffen die andere Gruppe an (Verfolgungsjagden, physische Interaktionen) und versuchten, sie aus dem Gebiet zu vertreiben.
- d) Die vorstoßenden Languren wurden von der anderen Gruppe angegriffen und vertrieben.

Aufgrund verschiedener Anzeichen wie Grad der Nervosität (Dauer und Intensität von Sammel- und Angstlauten, Durchfallkot etc.) und Aufmerksamkeit (galt das Hauptinteresse der fremden Gruppe oder ließen sich die Fokustiere durch deren Anwesenheit nicht weiter in der Ausübung anderer Aktivitäten wie z.B. der Nahrungsaufnahme stören) wurden die Reaktionen 1 und 2 als friedlich, Reaktion 3 und 4 als agonistisch eingestuft.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, dass agonistische Kontakte zwischen Langurengruppen hauptsächlich zwischen den adulten Männchen ausgetragen wurden. Die Weibchen und Jungtiere beteiligten sich insofern daran, als sie in heftiges Gekreische ausbrachen, sich zusammen mit dem Haremshalter offen präsentierten und gelegentlich auch gegen die fremden Artgenossen vorrückten.

Vor diesem Hintergrund werden nun die von August 1999 bis Juni 2000 registrierten Kontakte zwischen den beiden Fokusgruppen analysiert. Es fanden zwar auch Kontakte mit allen anderen benachbarten Gruppen statt, doch nahmen diese aufgrund der Scheu der nicht-habituierten Languren ab dem Zeitpunkt, an dem sie die Anwesenheit der Beobachterin bemerkten, einen unnatürlichen Verlauf.

- Insgesamt kam es zwischen den Fokusgruppen zu 73 Kontakten (35 Sichtungen und 38 Begegnungen), wobei in 25 Fällen (34,25%) nicht weiter auf die fremden Artgenossen reagiert wurde. Sieben (9,59%) Begegnungen lösten Keckerduette aus, in 14 (19,18%) Situationen wurde offene Präsentation einer oder beider Gruppen beobachtet, das restliche Drittel (36,98% bzw. 27 Kontakte) veranlaßte die Languren zu einem Vorstoß gegen die fremden Artgenossen (wovon wiederum 17 (62,96%) in einem Angriff eskalierten, s.u.). Damit waren 43,84% (32) aller Kontakte friedlicher, und 56,16% (41) agonistischer Natur. Je näher die andere Gruppe, desto

größer die Wahrscheinlichkeit eines feindlichen Ablaufs: So erfolgte auf 63,16% (24 von 38) aller Begegnungen, doch nur auf 48,57% (17) aller Sichtungen Reaktion 3 oder 4. Bei acht der restlichen 18, friedlich ablaufenden Sichtungen befand sich die fremde Gruppe mehr als 100 m von der Fokusgruppe entfernt (und niemals innerhalb deren Kerngebiet).

- 18 (66,67%) der 27 Vorstöße wurden von adulten Männchen unternommen, sechs (22,22%) waren hauptsächlich auf die Initiative eines bzw. mehrerer Weibchen zurückzuführen, zwei Begebenheiten (7,41%) blieben unklar und in einem Fall konnte beobachtet werden, wie sich zusammen mit dem A-Haremshalter auch einige Jungtiere (Infantes 2) an Gruppe B annäherten. Im Gegensatz zu den sonst sehr zügig ablaufenden Vorstößen handelte es sich dabei jedoch mehr um ein langsames, schrittweises Vortasten von Baum zu Baum. Die Situation ging in ein Wechselspiel wiederholten Annäherns und Zurückziehens über und endete mit einem Rückzug von Gruppe A.
- Zwei Drittel (12 von 18) der männlichen Vorstöße eskalierten in einem Angriff, der hauptsächlich (71,43%) gegen den anderen Haremshalter gerichtet war (in den restlichen Situationen ließ sich dies aufgrund des hektischen Ablaufs bzw. schlechter Sichtbedingungen nicht eindeutig bewerten). Angriffe auf fremde Jungtiere konnten nie beobachtet werden. Die Vorstöße der Weibchen führten zu 50% schließlich ebenfalls zu einer aggressiven Auseinandersetzung zwischen den *adulten Männchen*, in den restlichen drei Fällen passierte bis auf gegenseitiges Beobachten weiter nichts.
- Eine Beteiligung der Weibchen an agonistischen physischen Interaktionen konnte insgesamt dreimal registriert werden: zum einen waren bei den oben erwähnten zwei Vorstößen mit unklarer Initiation plötzlich mehrere Mitglieder beider Gruppen in Kämpfe verwickelt, zum anderen attackierten mehrere Weibchen von Gruppe A einmal eine Nachzüglerin von Gruppe B (welche zuvor auf einen Vorstoß des Haremshalters A hin die Flucht ergriffen hatte).
- Es wurde zwar nie beobachtet, dass zwei Langurengruppen gleichzeitig denselben Baum zur Nahrungsaufnahme nutzten, doch ließen sich Angriffe kaum in einen Zusammenhang mit der Verteidigung von Futterbäumen bringen. Insgesamt könnten vier Ereignisse (23,53%) darauf zurückzuführen sein - wovon drei auf die Initiative des adulten Männchens hin erfolgten, im vierten Fall v.a. die Weibchen gegen die andere Gruppe vorrückten -, doch lag auch hier kein eindeutiger Bezugsrahmen vor. Vergleicht man den prozentualen Anteil agonistischer Kontakte an der Gesamtzahl aller Kontakte in der Trocken- und Regenzeit, so findet man keinen nennenswerten Unterschied: sie machten jeweils 54,55% (TZ) und 56,88% (RZ) aus. Der Anteil erfolgreicher Zurückweisungen einer anderen Gruppe aus einem bestimmten Gebiet betrug in der Trockenzeit 9,09%, in der Regenzeit 7,84% aller Kontakte.
- Ob die intrasexuelle männliche Aggressivität von der Anzahl fortpflanzungsbereiter Weibchen innerhalb ihrer Gruppe abhing, ließ sich nicht näher analysieren, da es zum einen nicht an allen Tagen, an denen ein oder mehrere Weibchen östrisch waren, zu Kontakten kam. Zum anderen

stammte das agierende Männchen oft aus der jeweils anderen als der Fokusgruppe und der Beobachterin war die Anzahl der in seiner Gruppe östrischen Weibchen nicht bekannt. Da es aber an manchen Tagen, an denen sich Weibchen im Östrus befanden, durchaus zu friedlichen Gruppenbegegnungen auf engstem Raum kommen konnte, mußte die Anwesenheit empfängnisbereiter Weibchen nicht zwangsläufig zu aggressiven Auseinandersetzungen zwischen den Haremshaltern führen.

- Betrachtet man, welche Gruppe jeweils als Initiator agonistischer Reaktionen fungierte, so findet man für Reaktion Nr. 3 (offene Präsentation u.a. in Form von Huplauten, Imponiersprüngen und Gekreische) eine Gleichverteilung, während Vorstöße (Reaktion Nr. 4) überwiegend von Gruppe A ausgingen: auf sie entfielen vier der sechs weiblichen und 16 der 18 männlichen Annäherungen. Vor allem zwischen den Haremshaltern waren deutliche individuelle Unterschiede zu verzeichnen: so unternahm der erste A-Resident insgesamt zwölf Vorstöße gegen B, wovon sieben in einem Angriff eskalierten. Dabei wurde Gruppe B viermal erfolgreich vertrieben, zweimal blieb sie nach der Auseinandersetzung in ihrem Gebiet und einmal verjagte Haremshalter B den Angreifer. In den restlichen fünf Situationen zog sich Gruppe B entweder von selber zurück (1 Fall) oder aber das A-Männchen entfernte sich nach einiger Zeit wieder (3mal) bzw. wurde vom adulten B-Männchen angegriffen und verjagt (1mal). Von sich aus startete letzteres insgesamt zwei Vorstöße gegen Gruppe A, die beide noch vor dem Gruppenumbruch stattfanden. Dabei gelang es ihm einmal, Gruppe A mit einem Angriff zu vertreiben, das andere Mal saßen sich, nachdem die B-Weibchen nachgekommen waren, beide Gruppen nur gegenüber, ohne dass weiterhin etwas passierte und Gruppe A schließlich langsam von dannen zog. Der zweite Haremshalter von Gruppe A (der Subadulte aus B) näherte sich nach dem Gruppenumbruch den B-Languren insgesamt viermal. In zwei Situationen griff er an und konnte B dabei einmal vertreiben, das andere Mal wurde er vom B-Haremshalter zurück gejagt. In den restlichen zwei Fällen entfernte er sich, nachdem er der B-Gruppe eine Zeit lang gegenüber gesessen hatte, wieder von selber.

## 4.5.4 Diskussion

### 4.5.4.1 Beziehungen in der Gruppe

#### **Weibchen-Weibchen**

Obwohl nicht alle Weibchen individuell bekannt waren (s. Kap. 2.3) und sich daher der im Feld gewonnene Eindruck, es bestehe keine oder zumindest keine stark ausgeprägte Dominanzhierarchie, quantitativ nicht untermauern ließ, wird diese Annahme dennoch durch die geringen Anteile intrasexueller Aggression und Submission am weiblichen Gesamt-Aktivitätsbudget gestützt. Einzig bei den Streitigkeiten um das erste Neugeborene im Mai in Gruppe B zeichneten sich kurzzeitig klare Verhältnisse ab, wobei die Mutter des Neuzugangs den obersten und das alte, nicht mehr reproduktive Weibchen den untersten Platz in der Hierarchie einzunehmen schienen. Ansonsten jedoch wurde relativ wenig gestritten. Zwar ging es bei Aggressionen meist um das Futter, doch sind diese Auseinandersetzungen angesichts des geringen Anteils des agonistischen Verhaltens am Gesamtbudget wohl eher zu vernachlässigen. Eine rigide Rangordnung bestand definitiv nicht. Wie bereits in Kapitel 4.1 erläutert wurde, ist das bei folivoren Primaten auch nicht zu erwarten, noch dazu, wenn die Weibchen wie bei *Trachypithecus auratus* die Gruppe wechseln. Die in diesen 'non-female-bonded-groups' vorherrschenden lockeren Verbände zwischen den Weibchen spiegelten sich zudem im Fellpflegeverhalten wider. Zwar nahm dies den größten Teil der sozialen Interaktionen ein, doch fiel es mit 4% bzw. 5% am Gesamtaktivitätsbudget z.B. im Vergleich zu den matrilinear organisierten Makaken und Steppenpavianen, die damit bis zu 20% ihrer Zeit verbringen (DUNBAR 1988), relativ gering aus. Des Weiteren weist die zumindest in der ersten Beobachtungshälfte in Gruppe A zu verzeichnende Tendenz, dem Haremshalter im Schnitt mehr 'Grooming' zukommen zu lassen als den Weibchen, darauf hin, dass Aufrechterhaltung und Festigung der sozialen Bande zu dem adulten Männchen von größerer Bedeutung waren als die intra-sexuellen Beziehungen (näheres dazu s.u.).

Im Vergleich zu manchen anderen Langurenarten lag der 'Grooming'-Anteil der *Trachypithecus auratus* - Weibchen wiederum relativ hoch. So entfielen darauf bei *Trachypithecus obscurus* in Kuala Lompat nur 1% (HARDY 1988), bei *Trachypithecus pileatus* in Madhupur 0,35% (STANFORD 1991) und bei *Trachypithecus johnii* in Süd-Indien 0,1% (POIRIER 1970b). Wieviel Zeit für soziale Interaktionen bleibt bzw. in sie investiert werden kann, hängt zum einen von den Habitatkonditionen ab, denn je minderwertiger die Nahrung, desto mehr Energie muß in die Futtersuche, -aufnahme und Verdauung gesteckt werden. Nun ernährten sich *T. pileatus* und *T. johnii* zu einem hohen Prozentsatz von murenen Blättern. Zum anderen muß berücksichtigt werden, dass die Weibchen in vorliegender Studie während eines Großteils der Beobachtungszeit keine Jungtiere zu versorgen und damit mehr Zeit und Bewegungsfreiheit für die Ausübung anderer Aktivitäten hatten. Dieser Aspekt erklärt z.T. auch, warum die Weibchen von Gruppe B insgesamt mehr Zeit mit 'Grooming' verbrachten als die A-Weibchen. Bei letzteren entfielen hierauf in der ersten Beobachtungshälfte, als nahezu alle laktierten, nur 2,26% aller IAE, in der zweiten Beobachtungs-

hälfte dagegen 5,21%. Im Vergleich dazu investierten die B-Weibchen im ersten Abschnitt insgesamt 4,29%, und von Januar bis Juni 2000 5,73% der Zeit in 'Grooming'. Des weiteren dürften aber auch die erhöhte Aggressivität des B-Männchens sowie die Tatsache, dass in Gruppe B im Laufe der Beobachtungszeit insgesamt mehr die Gruppenstruktur beeinflussende Ereignisse wie Geburten und Weibchen-Eintritte stattgefunden hatten als in A, unter den B-Weibchen zu einer größeren Anspannung und damit einerseits zu vermehrtem 'Grooming' (als 'tension releasing'-Mechanismus) geführt, andererseits das erhöhte submissive Verhalten bedingt haben.

### **Weibchen-Männchen**

Die Unterschiede in der Verteilung des an die Männchen gerichteten aktiven weiblichen Fellpflegeverhaltens legen nahe, dass Weibchen mit Jungtieren ein größeres Interesse daran haben, die Bindung zu dem adulten Männchen, dem Vater ihrer Kinder, zu festigen als (noch) Kinderlose. Die spezielle Zuwendung dürfte zur Stabilisierung der Familienbande beitragen und den Haremshalter evtl. besonders motivieren, die Weibchen und Jungtiere zu beschützen und gegen andere Männchen zu verteidigen.

Im Verhalten der Männchen fiel v.a. das Überwachen östrischer Weibchen auf, das besonders bei Haremshalter B relativ schnell in aggressiven Übergriffen eskalieren konnte (vgl. dazu auch STANFORD 1991: *Trachypithecus pileatus*). Ein possessives Verhalten gegenüber fertilen Artgenossinnen ist auch von anderen Primaten bekannt (Bildung sog. 'consortships' z.B. bei Mangaben, Makaken, Steppenpavianen und Schimpansen, s. MELNICK & PEARL 1987 und NISHIDA & HIRAIWA-HASEGAWA 1987). Die größte Ähnlichkeit aber findet sich in dem u.a. von KUMMER (1968) beschriebenen Verhalten adulter Mantelpavian-Männchen (*Papio hamadryas*), die ihre Weibchen ebenfalls eifersüchtig bewachen und notfalls mit Nackenbissen zur Gruppe zurücktreiben. Nun leben Mantelpaviane ebenfalls in Harems und wie bei *Trachypithecus auratus* wandern dort die Weibchen ab, eine Konstellation, die unter den Männchen eine besonders starke Konkurrenz um Reproduktionspartnerinnen hervorrufen dürfte.

Trotz der gesteigerten Aufmerksamkeit reagierten die *T. auratus* - Männchen auf weibliche Aufforderungen nur selten mit einer Kopulation, sondern begnügten sich meist mit einem Beschnupern der Anogenitalregion. Durch dieses olfaktorische Prüfen konnten sie vermutlich feststellen, ob das sich anbietende Weibchen tatsächlich rezeptiv war<sup>1</sup>. Zwar wird die Bedeutung olfaktorischer Kommunikation bei Primaten und besonders bei den Catarrhini wegen der offensichtlichen Evolutionstrends hin zum 'Augentier' bei gleichzeitiger Reduktion des Geruchssinns (STARCK 1975) eher unterschätzt, doch ist die attraktive Wirkung von vaginalen Duftstoffen auf Rhesusaffen-Männchen (*Macaca mulatta*) ziemlich sicher belegt (KEVERNE 1976, 1977). Des weiteren weisen Verhaltensbeobachtungen an *Semnopithecus entellus* auf einen ähnlichen Zusammenhang hin (SOMMER

---

<sup>1</sup> Wie im Methodenteil (4.5.2) erläutert, wurden Kopulationsaufforderungen als äußeres Signal dafür gewertet, dass sich das entsprechende Weibchen in der Ovulationsphase befand. Diese wird für *Semnopithecus entellus* mit 4-7 Tagen angegeben (HRDY & WHITTEN 1987; SOMMER 1985). Möglicherweise ließ sich der Ovulationszeitpunkt über olfaktorische Stimuli näher bestimmen.

1985). Die geringe Kopulationsbereitschaft der Männchen wird weiter unten bei der Diskussion der Kopulationsstörungen noch einmal aufgegriffen werden.

### **Männchen-Männchen**

Im Gegensatz zu den Weibchen herrschte zwischen dem adulten und subadulten Männchen in Gruppe B eine eindeutige Rangordnung, die nicht nur durch Aggression und Submission zum Ausdruck gebracht wurde, sondern auch an der Verteilung des aktiven 'Groomings' beider Männchen zu sehen war.

### **Kopulationsstörungen**

Kopulationsstörungen sind von zahlreichen Primatenspezies bekannt (s. NIEMEYER & ANDERSON 1983). Dieses Verhalten kann je nach Alters- und Geschlechtsklasse des ausführenden Individuums unterschiedliche Funktionen haben. Gehen sie, wie in dieser Studie, von erwachsenen Weibchen aus, so sind folgende Hypothesen in Betracht zu ziehen:

1. Schutz. Das intervenierende Weibchen versucht, das sich paarende Weibchen vor männlichen Aggressionen während der Kopulation zu schützen (GOUZOULES 1974).
2. Durch die Intervention soll der Fortpflanzungserfolg des sich paarenden Weibchens und damit die Zahl künftiger Rivalen um Nahrung und Lebensraum reduziert werden (DUNBAR & DUNBAR 1977; HRDY 1977; SOMMER 1989).
3. Störende Weibchen testen die Qualität (das Durchhaltevermögen) des Männchens (wie schnell lässt es sich durch die Intervention bei der Kopulation stören?) (NIEMEYER & CHAMOVE 1983).
4. Weibchen versuchen, durch die Störung andere Männchen in der Gruppe auf das kopulierende Paar aufmerksam zu machen und dadurch den Konkurrenzkampf zwischen den Männchen zu schüren, um schließlich das beste Männchen für die eigene Fortpflanzung wählen zu können (NIEMEYER & CHAMOVE 1983).
5. Zwischen dem intervenierenden und dem an der Paarung beteiligten Weibchen besteht eine gefestigte soziopositive Beziehung, die durch die Kopulation gefährdet scheint, was das störende Weibchen zu verhindern trachtet (NIEMEYER & CHAMOVE 1983).
6. Weibchen 'revanchieren' sich bei dem während der Kopulation leicht angreifbaren Männchen für vorangegangene Aggressionen (DRUKKER et al. 1991).
7. Weibchen konkurrieren um Sperma (BORRIES 1989; SMALL 1988; SOMMER 1989).

Die Hypothesen 1-5 können in vorliegender Studie aus folgenden Gründen ausgeschlossen werden:

1. Haubenlanguren-Männchen zeigen während der Kopulation keine Aggressionen gegenüber ihren Paarungspartnerinnen. Zudem hätten dann nicht nur östrische Weibchen agiert.

2. Auch hier würde man eine Beteiligung aller Weibchen, unabhängig vom Reproduktionszustand, erwarten.
3. und 4.

Dies trifft v.a. für Mehr-Männchen-Mehr-Weibchen-Gruppen zu. Zwar ist denkbar, dass auch Haremsgruppen-Weibchen ihr Männchen testen (Hypothese 3), doch erscheint dies wenig wahrscheinlich. Da ihnen ein direkter Vergleich fehlt, müssten sie, um wählen zu können, erst in eine andere Gruppe wechseln, dort das fremde Männchen testen etc..
5. Dies wurde bei den in 'female-bonded-groups' organisierten Bärenmakaken (*Macaca arctoides*) beobachtet (NIEMEYER & CHAMOVE 1983) und dürfte in den 'non-female-bonded-groups' von *Trachypithecus auratus* keine Rolle spielen. Außerdem wäre dann wiederum eine Beteiligung nicht-östrischer Weibchen zu erwarten gewesen.
6. Diese Hypothese wird durch vorliegende Daten insofern gestützt, als die Kopulationsstörungen in erster Linie gegen das Männchen gerichtet waren und speziell von östrischen Weibchen ausgingen, denen gegenüber sich das Männchen durch sein possessives Verhalten z.T. sehr aggressiv verhielt. Allerdings passen nicht alle Formen der Intervention, wie z.B. das aufdringliche Anbieten und die Imponiersprünge in dieses Bild. Fraglich ist zudem, warum die Weibchen dann nicht auch weitere Situationen, in denen sich das Männchen nicht sofort gegen ihren Angriff hätte wehren können (z.B. beim Ruhen) genutzt hatten, um sich zu 'rächen'. Schließlich kam es in Gruppe A im Zeitraum von Januar - Juni 2000 sehr häufig zu Kopulationsstörungen, obwohl sich der Haremshalter den Weibchen gegenüber - gemessen an Männchen B - vergleichsweise friedlich verhielt. Dieser Ansatz bietet daher ebenfalls keine befriedigende Erklärung.
7. Am plausibelsten ist die Annahme, dass östrische *T. auratus* - Weibchen um Sperma konkurrieren. Dies wird auch durch Langzeitdaten für *Semnopithecus entellus* bestätigt, wonach Weibchen in großen Haremsgruppen signifikant weniger Kinder gebären als in kleinen (SOMMER & RAJPUROHIT 1989). Aufgrund der Tatsache, dass Männchen wesentlich mehr Keimzellen produzieren als Weibchen, mag dieser Ansatz zunächst unverständlich erscheinen, doch sollte er v.a. bei polygyn organisierten Spezies berücksichtigt werden. Nachstehenden Befunden zufolge können die Spermien eines Haremshalters durchaus eine begrenzte Ressource sein. Bei Säugetieren reduzieren wiederholte Ejakulationen die Anzahl der Spermien pro Ejakulat (z.B. BEACH & JORDAN 1956; FREUND 1963; SMALL 1988; SYNNOTT et al. 1981) und führen zu einer Verlängerung der Refraktärzeit (z.B. *Macaca mulatta*: MICHAEL & SAAYMAN 1967). Sperma für künstliche Befruchtungen bei Primaten sollten nach einigen Tagen Abstinenz gewonnen werden (MANN & LUTWAK-MANN 1981; MARTIN & GOULD 1981). Andernfalls reduziert sich die Konzeptionswahrscheinlichkeit, welche letztlich von der Anzahl und Qualität (Beweglichkeit und Morphologie) der Spermien abhängt. Die Refraktärzeit zwischen zwei Ejakulationen gleicher, opti-

maler Samenquantität wird für *Homo sapiens* mit 48 Stunden angegeben (SMALL 1988: 83). Mehr als eine Ejakulation täglich beinhaltet sicher einen Quantitätsverlust der folgenden Ergüsse. Wiederholte Ejakulationen dürften daher wohl auch den Spermavorrat eines *T. auratus*-Männchens verringern. Vor diesem Hintergrund wird auch die relativ geringe, selektive Kopulationsbereitschaft der Haremshalter verständlich (s. dazu auch DEWSBURY 1982). Geht man davon aus, dass eine Kopulation alle zwei Tage für die Zusammensetzung des Ejakulats optimal wäre, so ergibt sich in Zeiten, in denen mehrere Weibchen empfängnisbereit sind, ein Engpaß. Dies würde auch erklären, warum die in dieser Studie beobachteten Kopulationsstörungen nur von östrischen Weibchen ausgingen. Spermata zur Insemination stellen ja lediglich während der Ovulationsphase eine begrenzte Ressource dar. Problematisch erscheint in diesem Zusammenhang jedoch, warum sich die Provokationen stets gegen das Männchen, und nicht gegen die Konkurrentin richteten. Bei näherer Überlegung jedoch macht dies durchaus Sinn. Die Belästigungen brachten den Haremshalter nicht selten dazu, dem intervenierenden Weibchen nachzujagen und bei ihm aufzureiten, wodurch sich für es die Chancen auf eine Kopulation erhöhten (wie oft es dabei tatsächlich zu einer vollständigen Kopulation kam, konnte allerdings nicht erfasst werden, da die beiden Fokustiere während der Verfolgungsjagd häufig aus dem Blickfeld der Beobachterin verschwanden).

#### 4.5.4.2 Verhalten zwischen den Gruppen

Durch das Verhalten fremden Gruppen gegenüber ist *Trachypithecus auratus* als territoriale Spezies charakterisiert. Zwar existiert hierfür (noch) keine einheitliche Definition, doch spiegeln sich einige der am häufigsten angeführten Kriterien (z.B. MAHER & LOTT (1995): 'defence of an area', 'exclusive use of an area', 'site-specific dominance'; MORSE (1980): 'hostile interactions over contested resources'; POIRIER (1974): 'intertroop aggression'; VAN SCHAİK et al. (1992): 'between-group antagonism') im Ablauf vieler Gruppenkontakte wider. Nach VAN SCHAİK et al. (1992) kann Territorialverhalten zwei unterschiedlichen Zwecken dienen, die sich gegenseitig jedoch nicht ausschließen müssen: zum einen der Verteidigung von Nahrungsressourcen (RD-Modell = 'resource defense'), was in erster Linie weibliche Interessen reflektiert, zum anderen der eher auf männliches Engagement zurückzuführenden Verteidigung von Paarungspartnern (MD-Modell = 'mate defense'). Kommt ihm hauptsächlich erstere Funktion zu, so sollten agonistische Interaktionen v.a. unter den Weibchen ausgetragen werden und der Überlappungsgrad der Wohngebiete, sofern diese entsprechend ihres Ausmaßes verteidigt werden können (gemessen am Index der ökonomischen Verteidigung), sehr gering und zudem negativ mit der Populationsdichte korreliert sein. Für das MD-Modell dagegen würde man erwarten, dass die Männchen offen ihre Anwesenheit zeigen, Begegnungen zwischen Gruppen stets agonistisch ablaufen, die Männchen dabei die Hauptrolle



spielen und ein ähnliches Verhalten wie bei Kontakten mit solitären Männchen an den Tag legen (VAN SCHAİK et al. 1992).

Betrachtet man vor diesem Hintergrund die Ergebnisse dieser Studie, so läßt sich das Territorialverhalten von *Trachypithecus auratus* fast ausschließlich in den MD-Kontext einordnen. Hierfür sprechen das Verhalten und die dominierende Rolle der Haremshalter bei Gruppenkontakten, die trotz theoretisch möglicher ökonomischer Verteidigung vorliegende relativ hohe Überlappung der Wohngebiete (s. Kap. 4.4) sowie der fehlende Bezug zur Nahrungsverteidigung. Es gab jedoch auch Befunde, die nicht in dieses Bild passen. Hier ist zunächst das bei manchen Sichtungen zu beobachtende Verhalten der Haremshalter zu erwähnen, die z.T. die eigene Gruppe verließen, um eine verhältnismäßig weit (d.h. bis zu 200 m) entfernte fremde Gruppe aus dem 'home-range' bzw. Überlappungsbereich zu verjagen bzw. sich dieser zumindest anzunähern. Folgten ihm seine restlichen Gruppenmitglieder dabei nicht nach, so blieben sie damit für einige Zeit unbeaufsichtigt und schutzlos zurück und hätten bei Eindringen eines fremden Männchens nicht sofort verteidigt werden können. Eine derartige Situation wurde allerdings nie beobachtet. Da die Languren mit Sicherheit über wesentlich präzisere Wahrnehmungsmechanismen verfügten als die Beobachterin, war sich der Haremshalter evtl. bei Verlassen der eigenen Gruppe sicher, dass sich keine anderen Artgenossen in unmittelbarer Nähe befanden und diese Gefahr daher nicht bestand. Dennoch läßt sich das geschilderte Verhalten scheinbar nicht in den MD-Kontext einordnen, da dabei eindeutig ein Gebiet und nicht Individuen verteidigt wurden. Ein räumlicher Gebietsanspruch spiegelte sich zudem in den innerhalb der Überlappungsbereiche existierenden virtuellen Grenzlinien wider, jenseits derer sich die jeweils offensive Gruppe offensichtlich etwas unbehaglich fühlte (erkennbar an einer gesteigerten Nervosität wie häufiges Observieren der Umgebung, hektischer Nahrungsaufnahme etc.) und bei einer Konfrontation mit den Revierinhabern stets unterlegen war. Diesem Raumanspruch dürfte letztendlich dennoch eine MD-Funktion zukommen. Wie auch von anderen Tierarten (u.a. Vögeln) bekannt, verteidigen Männchen oft Gebiete, die essentielle, für Weibchen attraktive Ressourcen enthalten. Sie versuchen damit auf indirekte Weise, den Zugang zu den Weibchen zu monopolisieren. Im Gegensatz zu der direkten 'female defense polygyny', die sich in einem Verteidigen der Individuen äußert, bezeichnet man diese MD-Strategie als 'resource defense polygyny' (EMLEN & ORING 1977). Nun ist bei in Gruppen lebenden Tieren generell eher erstere zu beobachten (VAN SCHAİK et al. 1992), doch mag es in Habitaten mit periodisch auftretenden Trockenzeiten oder einem bestimmten Verteilungsmuster wichtiger Futterbaumarten wie in vorliegender Studie von Vorteil sein, seinen Gebietsanspruch stets kundzutun, um den Weibchen dann, wenn es erforderlich wird, den Zutritt zu den entsprechenden Arealen auch gewährleisten zu können.

Ein weiterer Aspekt, der diskutiert werden muß, ist das in Zusammenhang mit der offenen Präsentation des Haremshalters stehende auffällige Verhalten der Weibchen und Jungtiere. Deren lautes Kreischen ist teilweise sicherlich auf die erhöhte Anspannung, die bei Gruppenkontakten

generell vorlag und durch das geräuschvolle 'jumping display' des Männchens noch verstärkt wurde, zurückführen. Allerdings erklärt dies nicht, warum sie die Kreischlaute auch bei dessen Einnahme der provokativen Sitzhaltung äußerten und sich zudem oft selber demonstrativ der anderen Gruppe zeigten. Besonders die Beteiligung der Jungtiere erstaunt, denkt man dabei doch sofort an ein erhöhtes Infantizid-Risiko. Ein ähnliches Verhalten ist auch von Jungtieren anderer Colobinae bekannt (HOHMANN 1989: *Semnopithecus entellus*, *Trachypithecus johnii*; OATES 1977b: *Colobus guereza*; STEENBEEK et al. 1999: *Presbytis thomasi*; TILSON 1977: *Simias concolor*), nicht aber dessen Funktion. In vorliegender Studie schienen die Kinder und Weibchen den Demonstrationseffekt des Haremshalters noch unterstreichen bzw. unterstützen zu wollen, indem sie regelrecht gegen die anderen Artgenossen anschrien, evtl. um diesen dadurch Informationen über die Größe und Stärke ihrer Gruppe mitzuteilen und sie von einem Näherkommen abzuhalten. Die geschlossene Präsentation könnte zudem den Zusammenhalt der Gruppe gefestigt haben.

Die ungleiche Verteilung v.a. der männlichen Vorstöße dürfte zum einen auf den Altersunterschied zwischen dem ersten A- und dem B-Haremshalter und der damit verbundenen größeren Erfahrung sowie evtl. körperlichen Überlegenheit des ersteren zurückzuführen sein. Aber auch individuelle Charakterzüge mögen eine Rolle gespielt haben. So könnte das ursprüngliche A-Männchen generell aggressiver auf fremde Männchen reagiert haben als B, denn bei Kontakten mit anderen Gruppen verhielt es (Männchen A) sich - den Ex-B-Haremshalter ausgenommen - ebenfalls sehr offensiv. Des weiteren zeigte sich auch das subadulte Männchen als Haremshalter insgesamt angriffslustiger als der B-Mann, obwohl hier Erfahrung und körperliche Stärke keinen Einfluß gehabt haben dürften.

#### 4.5.4.3 Infantizid

An dieser Stelle soll noch ein bereits in Kapitel 4.1 erwähntes männliches Verhalten fremden Jungtieren gegenüber diskutiert werden, das im Laufe der Studie zwar nie direkt beobachtet werden konnte, doch stattgefunden haben mußte: der Infantizid. Dieses lange Zeit umstrittene, mittlerweile jedoch ausreichend dokumentierte Verhalten (u.a. bei *Colobus guereza*, *Ptilocolobus badius*, *Presbytis thomasi*, *Trachypithecus vetulus* und *T. cristatus*; Überblick s. PAUL 1998: 50/51) wurde bei Primaten erstmals an Hanumanlanguren (*Semnopithecus entellus*) beobachtet (SUGIYAMA 1965) und von HRDY (1974) als männliche Reproduktionsstrategie interpretiert. Indem ein Männchen bei einer Haremsübernahme die noch von der Mutter abhängigen Kinder seines Vorgängers tötet, steigert es seinen Fortpflanzungserfolg, da die Weibchen durch die vorzeitige Beendigung der Laktations-Amenorrhoe wieder eher empfängnisbereit werden. Die in dieser Studie im Zusammenhang mit dem Gruppenumbruch stehenden mutmaßlichen Kindstötungen (s. Kap. 4.1) passen ebenfalls in dieses Schema.

Der Reproduktionserfolg der Mütter wird durch den Verlust eines Babys natürlich erheblich reduziert, weshalb man die Entwicklung gewisser Gegenstrategien gegenüber infantizidalen Männchen erwarten würde. HRDY (1974) und SOMMER (1985) zufolge meiden laktierende Hanuman-Weibchen zunächst einen neuen Haremshalter und verteidigen gemeinsam den Nachwuchs. Da die Gruppenübernahme in dieser Studie nicht direkt beobachtet wurde, ist weder das Verhalten der Weibchen während bzw. kurz nach dem Vorfall bekannt, noch gesichert, ob deren Kinder auch tatsächlich von dem subadulten Nachfolger-Männchen getötet worden waren. Ein offensichtliches Meiden des Neuen war nicht zu erkennen, doch könnte dessen im Ergebnisteil beschriebene Zurückhaltung und zumindest anfangs geringe Integration evtl. durch subtile Abwehrmechanismen der A-Weibchen zustande gekommen sein. Andererseits forderten sie ihn aber schon bald nach dem Umbruch (spätestens während Datenaufnahme Ende Januar, evtl. bereits früher) zur Kopulation auf. Da sie gemäß des Prinzips der maximalen Fitness (VOLAND 2000) an einer möglichst bald eintretenden erneuten Schwangerschaft 'interessiert' gewesen sein mußten, erscheint dieses Verhalten auch plausibel.

#### 4.5.5 Zwischenergebnis

1. In der Bioakustik von *Trachypithecus auratus* spielten v.a. vier Laute eine wichtige Rolle. Als Nahkommunikationsmittel innerhalb der Gruppe kamen ein Warnruf sowie ein dem Zusammenhalt dienender Sammellaut zum Einsatz, die Fernkommunikation mit anderen Langurengruppen wurde über ein als 'spacing call' fungierendes Keckern sowie ein das 'jumping display' begleitendes Hupen ausgetragen. Diese Distanzrufe (Keckern und Hupen) wurden nur von adulten Männchen geäußert.
2. Die Beziehungen zwischen den Weibchen innerhalb einer Gruppe lassen sich generell als friedlich charakterisieren und spiegeln die in 'non-female-bonded-groups' vorherrschende, durch lockere Verbände und das Fehlen einer Dominanzhierarchie geprägte Sozialstruktur wider. Am meisten - doch im Vergleich zu 'female-bonded'-Arten wiederum sehr wenig - Zeit verbrachten die Weibchen mit der gegenseitigen Fellpflege. Aggression und Submission spielten dagegen kaum eine Rolle in ihrem Sozialverhalten.
3. Streitigkeiten um Futter trat selten auf. Die *T. auratus* - Weibchen dürften v.a. um Sperma konkurrieren. Kopulationsstörungen wurden nur von östrischen Weibchen ausgeführt und direkt gegen das Männchen gerichtet. Durch diese Provokation gelang es einem fertilen Weibchen gelegentlich, die Paarung mit der Konkurrentin zu verhindern und gleichzeitig die Chance auf eine eigene Kopulation zu erhöhen.
4. Die Beziehung zwischen dem adulten und subadulten Männchen in Gruppe B wurde durch eine eindeutige Rangordnung geprägt, wodurch letzterem v.a. der Zugang zu östrischen Weibchen verwehrt wurde.

5. Weibchen mit Nachwuchs zeigten ein gesteigertes Interesse an einer soziopositiven, gefestigten Bindung zum Haremshalter, was letztendlich ihrem bzw. dem Schutz ihrer Kinder zugute gekommen sein dürfte.
6. Ein auffälliges Verhaltenselement der Haremshalter war das z.T. aggressiv gefärbte Bewachen östrischer Weibchen. Dieses auch von anderen in Haremsgruppen lebenden Primaten mit weiblicher Migration bekannte Verhalten weist auf eine durch diese Konstellation verursachte hohe intrasexuelle männliche Konkurrenz um Paarungspartnerinnen hin.
7. Dem Ablauf von Gruppenkontakten zufolge ist *Trachypithecus auratus* als territorial im Sinne der 'mate defense' - Hypothese zu charakterisieren.
8. Auch bei *T. auratus* gehört Infantizid zum männlichen Reproduktionsverhalten.

## 5 ZUSAMMENFASSUNG

Von Dezember 1998 bis Juni 2000 wurde in einem laubwerfenden Monsunwald im West-Bali-Nationalpark die Verhaltensökologie der indonesischen Schlankaffenart *Trachypithecus auratus kohlbruggei* (Haubenlanguren) untersucht. Neben dem generellen Anliegen, einen Beitrag zur Erweiterung unserer Kenntnisse der Biologie asiatischer Colobinae, einer als vergleichsweise unzureichend erforscht geltenden Primatengruppe, zu leisten, bestand das Hauptziel der Studie darin, anhand der erhobenen verhaltensökologischen Basisdaten einen innerartlichen Vergleich vorzunehmen und damit den Einfluß ökologischer Faktoren sowie die Anpassungsfähigkeit der Spezies an verschiedene Lebensräume besser zu verstehen. *Trachypithecus auratus* war bisher in einem immergrünen Bergregenwald sowie einem Sekundärwald mit Restbeständen immergrünen Tieflandregenwaldes in West-Java beobachtet worden (BECKWITH 1995; KOOL 1989).

Das in einem Höhenbereich von 0 bis 120 m über dem Meeresspiegel an der Balisee gelegene, von Schluchten und Senken durchzogene Untersuchungsgebiet war durch im Jahresverlauf annähernd gleichbleibende Temperaturen von im Mittel 33,4°C (Tagesmaxima) bzw. 25,0°C (Tagesminima) charakterisiert. Der auffälligste klimatische Unterschied zu den Habitaten West-Javas bestand in einer ausgeprägten, von Mai bis Mitte Oktober herrschenden Trockenzeit, in der kaum Niederschläge fielen. Im Beobachtungszeitraum betrug der Jahresniederschlag im Studiengebiet 844 mm.

Der nach gebräuchlicher Vegetationsgliederung (SCHIMPER 1935; WHITMORE 1984) als trockener, laubwerfender Monsunwald zu bezeichnende Vegetationstyp wurde durch relativ schmale, niedrige Bäume mit einem mittleren Stammdurchmesser von ca. 16 cm und einer durchschnittlichen Höhe von neun Metern geprägt. Die Dichte der Bäume mit einem Stammumfang von mehr als 30 cm lag bei 338,5 Stämmen / ha. In den etwas höher gelegenen Bereichen, d.h. außerhalb der Schluchten und Senken wurde der geschlossene Baumbestand durch offene Grasflächen unterbrochen. Das floristische Artenspektrum war im Vergleich zu den immergrünen Regenwäldern West-Javas gering. Insgesamt konnten 43 Baumarten aus 21 Familien identifiziert werden, wovon die meisten jedoch sehr selten waren. Für die Strukturierung des Waldes und die Ausbildung seiner Biomasse waren vor allem die Arten *Schoutenia ovata*, *Grewia koordersiana*, *Vitex pinnata*, *Bridelia monaica* und *Schleichera oleosa* verantwortlich, auf Familienebene kam den Tiliaceae und Euphorbiaceae die größte Bedeutung zu. Die saisonalen Klimaveränderungen übten entscheidenden Einfluß auf die Produktivität des Waldes aus. Sämtliche Phytophasen standen zwar das ganze Jahr über, doch in unterschiedlichem Ausmaß zur Verfügung. Während der Trockenzeit war das Angebot an Blättern, Blüten und Früchten insgesamt relativ gering. Größere Mengen an jungen Blättern gab es v.a. zu Beginn, viele Blüten besonders zur Mitte der Regenzeit. Früchte traten erst im Laufe der zweiten Hälfte der Regenzeit, d.h. hauptsächlich von März bis Mai in nennenswerten Mengen auf.

Die Populationsdichte von *Trachypithecus auratus* betrug im nördlichen Teil des Nationalparks, d.h. auf der Halbinsel Prapat Agung, 1,94 Gruppen bzw. 33,23 Individuen pro km<sup>2</sup>, die Biomasse lag bei 191,42 kg/km<sup>2</sup>. Zum Zeitpunkt der Untersuchung gab es keine Hinweise auf eine unmittelbare Bedrohung durch den Menschen, doch könnten gewisse Mißstände im Park in naher Zukunft u.a. den Bestand der Haubenlanguren-Population gefährden.

*Trachypithecus auratus* war in Haremsgruppen mit im Schnitt 17 Individuen, darunter neben dem adulten Männchen im Mittel elf adulte/subadulte Weibchen und fünf Jungtiere, organisiert, was der auch von anderen asiatischen Schlankaffen bekannten Sozialstruktur entsprach. Reine Männchengruppen konnten nicht beobachtet werden. Als ein die Gruppengröße limitierender Faktor wird die reproduktive Konkurrenz unter den Weibchen diskutiert, die gleichzeitig der Auslöser für weibliche Transfers in andere, in der Regel kleinere Gruppen gewesen sein dürfte. Des weiteren könnte hierbei aber auch ein in größeren Gruppen vorliegendes erhöhtes Infantizidrisiko eine Rolle gespielt haben. Bei Neueintritt in eine fremde Gruppe hatte ein Weibchen zunächst mit z.T. heftigen Aggressionen seitens der ansässigen Langurenweibchen zu rechnen, die sich allerdings bald, d.h. innerhalb weniger Tage legten.

Generell wurde das Sozialverhalten zwischen den Weibchen innerhalb einer Gruppe von relativ lockeren, hauptsächlich freundschaftlichen Beziehungen geprägt. Trotz saisonaler Nahrungsknappung traten Streitigkeiten im Futterkontext selten auf, was darauf hinweist, dass die Langurenweibchen offenbar keiner starken Konkurrenz um diese Ressource ausgesetzt waren. Eine rigide Rangordnung bestand nicht. Im Vergleich zu den intrasexuellen Bindungen kam v.a. für Weibchen mit Nachwuchs einer gefestigten soziopositiven Beziehung zu dem Haremshalter eine wesentlich größere Bedeutung zu. Dies äußerte sich in einem überproportional an ihn gerichteten Fellpflegeverhalten. Da Infantizid auch bei *Trachypithecus auratus* als männliche Reproduktionsstrategie (HRDY 1974) eine Rolle spielte, ist dieses gesteigerte Interesse der Weibchen an dem Vater ihres Nachwuchses - als Beschützer der Gruppe und damit der Jungtiere - besonders verständlich. Im Verhalten des Haremshalters den Weibchen gegenüber wiederum fiel das z.T. aggressiv gefärbte Bewachen östrischer Artgenossinnen auf, was sich mit einer hohen intrasexuellen Konkurrenz um Paarungspartnerinnen - bedingt durch die Haremsstruktur und die weibliche Migration - in Verbindung bringen läßt. Dem Ablauf von Gruppenbegegnungen zufolge war *Trachypithecus auratus* als territorial im Sinne der 'mate defense' - Hypothese (VAN SCHAİK et al. 1992) zu charakterisieren.

Die Größe der Wohngebiete betrug bei den zur näheren Untersuchung ausgewählten beiden Fokusgruppen 17,37 ha bzw. 9,94 ha und lag damit im Rahmen der in anderen Studien gefundenen Ausdehnung. Die Languren legten am Tag im Schnitt eine Distanz von 736,70 m bzw. 539,80 m zurück. Nahrungsaufnahme, Ruhen und Wandern fanden zum größten Teil in einem Höhenbereich von bis zu fünf Metern über dem Boden statt. Für eine als generell arboricol anzusehende Primatenart (DAVIES & OATES 1994) verbrachte *Trachypithecus auratus* relativ viel Zeit (12,42% bzw. 11,59%) auf dem Boden, was mit der stellenweise durch Grasflächen unterbrochenen Waldstruktur, aber auch mit der in der Trockenzeit vorherrschenden Vorliebe für Fel snischen als Ruheplätze zusammenhing.

Ein auffälliger Unterschied im Verhalten der in dieser Arbeit untersuchten Languren zu den in West-Java erforschten Populationen und auch anderen asiatischen Schlankaffenarten lag in ihrem geringen Fortbewegungsverhalten. Dies wurde auf gewisse, das Habitat in West-Bali prägende Parameter wie die Trockenheit und die vergleichsweise limitierte floristische Diversität zurückgeführt.

Die stärkste Abweichung von anderen *Trachypithecus* - Vertretern jedoch fand sich in der Ernährungsweise. So nahm *T. auratus* in dieser Studie mit 41,52% bzw. 32,42% einen ungewöhnlich hohen Prozentsatz an Früchten zu sich. Neben der generellen Problematik eines hohen Fruchtanteils und der damit verbundenen Auswirkungen auf das empfindliche Vormagensystem der Colobinae werden verschiedene Ansätze zur Erklärung dieser Differenz diskutiert. Dabei wird auf besondere Habitatkonditionen wie das Fehlen syntoper Primaten-, speziell Colobinenarten, sowie die Trockenheit und Saisonalität eingegangen, des weiteren die Möglichkeit einer 'getarnten' Granivorie und die Phytochemie bestimmter Pflanzenspezies in Betracht gezogen.

Insgesamt ernährte sich *Trachypithecus auratus* von 50 bzw. 46 Futterpflanzenarten, doch kam den meisten davon eine nur geringe Bedeutung zu. Die zehn am häufigsten genutzten Spezies machten je 77,25% bzw. 71,86% der Nahrungsaufnahme aus. Besonders wichtig waren die Baumarten *Phyllanthus emblica* und *Streblus asper*, des weiteren die Strauchart *Lantana camara*. Die zu den fünf dominantesten Spezies im Habitat gehörende *Schoutenia ovata* und *Bridelia monaica* dagegen spielten kaum eine Rolle in der Ernährung der Languren. Die starke Konzentration auf einige wenige Arten sowie die Tatsache, dass davon überwiegend nur ein bestimmter Bestandteil genutzt wurde, charakterisiert die Haubenlanguren als spezialisiert und selektiv. Gleichzeitig jedoch erwiesen sie sich als äußerst flexibel und waren in der Lage, von einem Monat zum nächsten von einer ausgeprägten Folivorie zu einer ausgesprochenen Frugivorie überzugehen bzw. bei fehlendem Angebot an 'hochrangigen' Komponenten wie Früchten und jungen Blättern auf Nahrung minderer Qualität wie mature Blätter auszuweichen. Diese Befunde untermauern u.a.

die durch anatomische und physiologische Untersuchungen (CATON 1999; KAY & DAVIES 1994) gewonnenen Erkenntnisse, dass ihr spezieller Verdauungsapparat die Colobinae nicht *zwingt*, sondern ihnen vielmehr erlaubt, große Mengen an Blättern zu verzehren und sie dadurch auch nahrungsökologisch ungünstige Gebiete zu besiedeln vermögen.

Das in der Trockenzeit vorliegende geringe Nahrungsangebot schränkte *Trachypithecus auratus* zwar in der Auswahl der Futterpflanzen ein, ein ausgesprochener Nahrungsengpaß qualitativer Art jedoch lag nicht vor. In der kargen Jahreszeit wurde weder der Ernährungsaufwand noch der Anteil maturaer Blätter an der Gesamtdiät erhöht, des weiteren gab es keine saisonal begrenzten Fortpflanzungsperioden. Hier kam vereinzelt Spezies wie den immergrünen Bäumen *Streblus asper* und *Ficus microcarpa* sowie der ganzjährig fruchttragenden *Phyllanthus emblica* als weitgehend sichere Ressourcen eine besondere Bedeutung zu.



**LITERATURVERZEICHNIS**

- ALEXANDER R.D. (1974). The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-383.
- ALLEY T.R. (1980). Infantile Colouration as an Elicitor of Caretaking Behaviour in Old World Primates. *Primates* 21: 416-429.
- ALTMANN J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- ALTMANN J. (1980). Baboon Mothers and Infants. Cambridge: Harvard University Press.
- ALTMANN J. (1983). Costs of reproduction in Baboons (*Papio cynocephalus*). In ASPEY W.P. & LUSTICK S.I. (Hrsg.): Behavioral Energetics: The Cost of Survival in Vertebrates. Columbus, Ohio State: University Press. 67-88.
- ALTMANN S.A. & ALTMANN J. (1970). Baboon Ecology: African Field Research. Chicago: University of Chicago Press.
- ASSINK P.R. & VAN DIJK I.F. (1990). Social Organization, Ranging and Density of *Presbytis thomasi* at Ketambe (Sumatra) and a Comparison with Other *Presbytis* species at several South-east Asian Locations. MS thesis, University of Utrecht, Netherlands.
- BAUCHOP T. (1978). Digestion of leaves in vertebrate arboreal folivores. In MONTGOMERY G.G. (Hrsg.): The Ecology of Arboreal Folivores. Washington DC: Smithsonian Institution Press. 193-204.
- BAUCHOP T. & MARTUCCI R.W. (1968). Ruminant-like digestion of the langur monkey. *Science* 161: 698-700.
- BEACH F.A. (1976). Sexual attractivity, proceptivity and receptivity in female mammals. *Horm. Behav.* 7: 105-138.
- BEACH F.A. & Jordan L. (1956). Sexual exhaustion and recovery in the male rat. *Quart. J. Experim. Psychol.* 8: 121-133.
- BECKWITH R.S. (1995). The ecology and behaviour of the Javan Black Langur, in a lower montane rain forest, West Java. PhD thesis, University of Cambridge.
- BELOVSKY G.E. (1978). Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoret. Pop. Biol.* 14: 105-134.
- BENEFIT B.R. (2000). Old World monkey origins and diversification: an evolutionary study of diet and dentition. In WHITEHEAD P.F. & CLIFFORD J.J. (Hrsg.): Old World Monkeys. Cambridge: Cambridge University Press. 133-179.
- BENNETT E.L. (1983). The Banded Langur - Ecology of a Colobine in West Malaysian Rain Forest. PhD thesis. University of Cambridge.
- BENNETT E.L. (1986). Environmental correlates of ranging behavior of the banded langur *Presbytis melalophos*. *Folia primatol.* 47: 26-38.
- BENNETT E.L. & DAVIES A.G. (1994). The ecology of Asian colobines. In DAVIES A.G. & OATES J.F. (Hrsg.): Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 129-171.
- BERNSTEIN I.S. (1968). The lutong of Kuala Selangor. *Behaviour* 32: 1-16.
- BICK H. (1998). Grundzüge der Ökologie. 3. Auflage. Stuttgart: G. Fischer.
- BIELERT C. (1986). Sexual interactions between captive adult male and female chacma baboons (*Papio ursinus*) as related to the female's menstrual cycle. *J. Zool. Lond.* 209: 521-536.

- BLEISCH W.V. & XIE J.H. (1999). Ecology and behaviour of the Guizhou golden monkey, *Rhinopithecus brelichi*. In JABLONSKI N. (Hrsg.): The Natural History of the Doucs and Snub-nosed Langurs. Singapore: World Scientific Publications.
- BOGENRIEDER A. (1993). Methoden zur Erfassung der Vegetation. In MÜHLENBERG M. (Hrsg.): Freilandökologie. 3. überarb. Auflage. Heidelberg, Wiesbaden: Quelle & Meyer. 19-29.
- BOGGESS J. (1976). Social behavior of the Himalayan langur (*Presbytis entellus*) in eastern Nepal. Unpublished PhD University of California, Berkeley.
- BOINSKI S. (1987). Habitat use by squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*) in Costa Rica. *Folia Primat.* 49: 151-167.
- BORMANN F.H. (1953). The statistical efficiency of sample plot size and shape in forest ecology. *Ecology* 34: 474-487.
- BORRIES C. (1989). Konkurrenz unter freilebenden Langurenweibchen (*Presbytis entellus*). Dissertation. Universität Göttingen.
- BRANDON-JONES D. (1995). A revision of the Asian Pied Leaf Monkeys (Mammalia: Cercopithecidae: Super-species *Semnopithecus auratus*), with a description of a new subspecies. *Raff. Bull. Zool.* 43 (1): 3-43.
- BROWN L.H. & AMADON D. (1968). Eagles, hawks and falcons of the world. New York: McGraw-Hill.
- BUCKLAND S.T., ANDERSON D.R. & BORCHERS D. (2001). Introduction to Distance sampling: Estimating abundance of biological populations. Oxford: Oxford University Press.
- CAMPBELL D.G., DALY D.C., PRANCE G.T. & MACIEL U.N. (1986). Quantitative ecological inventory of Terra Firme and Várzea Tropical Forest on the Rio Xingu, Brazilian Amazon. *Brittonia* 38 (4): 369-393.
- CATON J.M. (1990). Structure and function of the catarrhine stomach, with particular reference to the colobinae. Unpubl. MA thesis, The Australian National University, Canberra.
- CATON J.M. (1999). Digestive Strategy of the Asian Colobine genus *Trachypithecus*. *Primates* 40 (2): 311-325.
- CAUGHLEY G.G. (1977). Analysis of Vertebrate Populations. Chichester: Wiley & Sons.
- CHARLES-DOMINIQUE P. (1977). Ecology and Behavior of Nocturnal Primates. New York: Columbia University Press.
- CHIVERS D.J. (1969). On the daily behaviour and spacing of howling monkey groups. *Folia Primatologica* 10: 48-102.
- CHIVERS D.J. (1974). The siamang in Malaya: a field study of a primate in tropical rain forest. *Contrib. Primat.* 4: 1-335.
- CHIVERS D.J. (1977). The feeding behaviour of Siamang (*Symphalangus syndactylus*). In CLUTTON-BROCK T.H. (Hrsg.): Primate Ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes. London: Academic Press. 355-382.
- CHIVERS D.J. (1994). Functional anatomy of the gastrointestinal tract. In DAVIES A.G. & OATES J.F. (Hrsg.): Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 205-227.
- CHIVERS D.J. & HLADIK C.M. (1980). Morphology of the gastrointestinal tract in primates: comparisons with other mammals in relation to diet. *J. Morphol.* 166: 337-386.
- CHIVERS D.J. & LANGER P. (1994). Gut form and function: variations and terminology. In CHIVERS D. J. & LANGER P. (Hrsg.): The digestive system in mammals. Cambridge: Cambridge University Press. 3-8.

- CLAPHAM A.R. (1932). The form of the observational unit in quantitative ecology. *J. Ecol* 20: 192-197.
- CLUTTON-BROCK T.H. (1972). Feeding and ranging behaviour of the red colobus monkey. PhD thesis, University of Cambridge, England.
- CLUTTON-BROCK T.H. (1977). Some aspects of Intraspecific Variation in Feeding and Ranging Behaviour in Primates. In CLUTTON-BROCK T.H. (Hrsg.): *Primate Ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes*. London: Academic Press. 539-556.
- CLUTTON-BROCK T.H. & HARVEY P.H. (1977). Species Differences in Feeding and Ranging Behaviour in Primates. In CLUTTON-BROCK T.H. (Hrsg.): *Primate Ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes*. London: Academic Press. 557-584.
- COELHO A.M., BRAMBLETT C.A. & QUICK L.B. (1977). Social organization and food resource availability in primates: a sociobioenergetic analysis of diet and disease hypotheses. *Am. J. Phys. Anthropol.* 46: 253-264.
- CORBET G.B. & HILL J.E. (1992). The mammals of the Indomalayan region: a systematic review. Oxford: Natural History Museum Publications, Oxford University Press.
- CORK S.J. & FOLEY W.J. (1991). Digestive and metabolic strategies of arboreal mammalian folivores in relation to chemical defenses in temperate and tropical forests. In PALO R.T & ROBBINS C.T. (Hrsg.): *Plant Defenses against Mammalian Herbivory*. Boca Raton: CRC Press. 133-166.
- CORDS M. (2000). Agonistic and affiliative relationships in a blue monkey group. In WHITEHEAD P.F. & CLIFFORD J.J. (Hrsg.): *Old World Monkeys*. Cambridge: Cambridge University Press. 453-479.
- CROCKETT C.M. & JANSON C.H. (2000). Infanticide in red howlers: female group size, male membership and a possible link to folivory. In VAN SCHAIK C.P. & JANSON C.H. (Hrsg.): *Infanticide by males and its implications*. Cambridge: Cambridge University Press. 75-98.
- CROOK J.H. & GARTLAN J.S. (1966). Evolution of primate societies. *Nature* 210: 1200-1203.
- CURTIN S.H. (1976). Niche differentiation and social organization in sympatric Malaysian Colobines. Unpublished PhD, University of California, Berkeley.
- CURTIN S.H. (1980). Dusky and Banded Leaf Monkeys. In: CHIVERS D.J. (Hrsg.): *Malayan Forest Primates*. London: Plenum Press. 107-145.
- CURTIS J.T & MCINTOSH R.P. (1951). An Upland Forest Continuum in the Prairie-Forest Border Region of Wisconsin. *Ecology* Vol. 32, No. 3: 476-496.
- CZAJA J.A. & BIELERT C. (1975). Female rhesus sexual behavior and distance to male p: relation to stage of menstrual cycle. *Arch. Sex. Beh.* 4: 583-597.
- DASILVA G.L. (1992). The western black-and-white colobus as a low-energy strategist: activity budgets, energy expenditure and energy intake. *J. Anim. Ecol.* 61: 79-91.
- DAVIES A.G. (1984). An Ecological Study of the Red Leaf Monkey (*Presbytis rubicunda*) in the Dipterocarp Forest of Northern Borneo. PhD dissertation, University of Cambridge.
- DAVIES A.G. (1994). Colobine populations. In DAVIES A.G. & OATES J.F. (Hrsg.): *Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. 285-310.
- DAVIES A.G. & BAILLIE I.C. (1988). Soil-eating by the red leaf monkey (*Presbytis rubicunda*) in Sabah, North Borneo. *Biotropica* 20: 252-258.
- DAVIES A.G., BENNETT E.L. & WATERMAN P.G. (1988). Food selection by two South-east Asian colobine monkeys (*Presbytis rubicunda* and *Presbytis melalophos*) in relation to plant chemistry. *Biol. J. Linn. Soc.* 34: 33-56.

- DAVIES A.G. & OATES J.F. (1994). Colobine monkeys: their ecology, behaviour, and evolution. Cambridge: Cambridge University Press.
- DAWKINS R. (1994). Das egoistische Gen. Ergänztes u. überarb. Neuauflage. Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum.
- DE PADUA L.S., BUNYAPRAPHATSARA N. & LEMMENS R.H.M.J. (Hrsg.) (1999). Plant Resources of South-East Asia 12 (1). Leiden: Backhuys Publishers.
- DELSON E. (1994). Evolutionary history of the colobine monkeys in paleoenvironmental perspective. In DAVIES A.G. & OATES J.F. (Hrsg.): Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 11-43.
- DEMME M.W. & VAN SOEST P.J. (1985). A nutritional explanation of body-size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. *Am. Nat.* 125: 641-672.
- DEWSBURY D.A. (1982). Ejaculate cost and mate choice. *Amer. Nat.* 119 (5): 601-610.
- DIERSCHKE H. (1970). Zur Aufnahme und Darstellung phänologischer Erscheinungen in Pflanzengesellschaften. In TÜXEN R. (Hrsg.): Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Bericht über das Int. Symposium des Int. Vereins für Vegetationskunde. 291-311.
- DISOTELL T.R. (2000). The molecular systematics of the Cercopithecidae. In WHITEHEAD P.F. & CLIFFORD J.J. (Hrsg.): Old World Monkeys. Cambridge: Cambridge University Press. 29-56.
- DIXSON A.F. (1998). Primate Sexuality. Oxford: Oxford University Press.
- DRUKKER B., NIEUWENHUIJSEN K., VAN DER WERFF TEN BOSCH J.J., VAN HOOFF J.A. & SLOB A.K. (1991). Harassment of sexual interactions among stump-tail macaques, *Macaca arctoides*. *Anim. Behav.* 42: 171-182.
- DUNBAR R.I.M. (1977). Feeding Ecology of Gelada Baboons: a Preliminary Report. In CLUTTON-BROCK T.H. (Hrsg.): Primate Ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes. London: Academic Press 251-273.
- DUNBAR R.I.M. (1987). Habitat quality, population dynamics and group composition in colobus monkeys (*Colobus guereza*). *Int. J. Primat.* 8: 299-330.
- DUNBAR R.I.M. (1988). Primate Social Systems. Cornell University Press.
- DUNBAR R.I.M. (1993). Sozio-ökologische Einflüsse auf das Gruppenleben von Primaten. In VOLAND E. (Hrsg.): Evolution und Anpassung. Warum die Vergangenheit die Gegenwart erklärt. Stuttgart: Hirzel. 75-93.
- DUNBAR R.I.M. & DUNBAR P. (1977). Dominance and reproductive success among female gelada baboons. *Nature* 266: 351-352.
- DUNBAR R.I.M. & DUNBAR P. (1988). Maternal time budgets of gelada baboons. *Anim. Behav.* 36: 970-980.
- DUNBAR R.I.M. & SHARMAN M. (1984). Is social grooming altruistic? *Z. Tierpsych.* 64: 163-173.
- EMLEN J.M. (1966). The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* 100: 611-617.
- EMLEN S.T. & ORING L.W. (1977). Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- EUDEY A.A. (1987). Action Plan for Asian Primate Conservation: 1987-1991. Gland: IUCN/SSC Primate Specialist Group.
- FA J.E. (1986). Use of Time and Resources by Provisioned Troops of Monkeys. Social Behaviour, Time and Energy in the Barbary Macaque (*Macaca sylvanus* L.) at Gibraltar. Basel: Karger.

- FEENY P.P. (1969). Inhibitory effect of oak leaf tannins on the hydrolysis of proteins by trypsin. *Phytochemistry* 8: 2119-2126.
- FISHER R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon.
- FLEAGLE J.G. (1978). Locomotion, posture and habitat utilization in two sympatric Malaysian leaf-monkeys (*Presbytis obscura* and *Presbytis melalophos*). In MONTGOMERY G.G. (Hrsg.): *The Ecology of Arboreal Folivores*. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press. 243-251.
- FLEAGLE J.G. (1999). *Primate Adaption and Evolution*. 2<sup>nd</sup> Edition. San Diego: Academic Press.
- FOSSEY D. & HARTCOURT A.H. (1977). Feeding Ecology of Free-ranging Mountain Gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). In CLUTTON-BROCK T.H. (Hrsg.): *Primate Ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes*. London: Academic Press. 415-447.
- FREUND M. (1963). Effect of frequency of emission on semen output and an estimate of daily sperm production in man. *Fertility and Sterility* 6: 269-286.
- FURUYA Y. (1961). The Social Life of Silvered Leaf Monkeys (*Trachypithecus cristatus*). *Primates* 3 (2): 41-60.
- GARBER P.A. (1987). Foraging strategies among living primates. *Ann. Rev. Anthropol.* 16: 339-364.
- GAUTIER-HION A. (1971). L'ecologie du Talapoin du Gabon. *Terre et Vie* 25: 427-490.
- GEISSMANN T. (2003). *Vergleichende Primatologie*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- GOODALL J. (1986). *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- GOLTENBOTH R. (1976). Non human primates (apes, monkeys and prosimians). In KLOS H.-G. & LANG E.M. (Hrsg.): *The Handbook of Zoo Medicine*. New York: van Nostrand Reinhold. 46-85.
- GOUZOULES H. (1974). Harassment of sexual behaviour in the stump-tail macaque (*Macaca arctoides*). *Folia Primatol.* 22: 208-217.
- GOY R.W. & RESKO J.A. (1972). Gonadal hormones and behavior of normal and pseudohermaphroditic non-human female primates. *Rec. Prog. Horm. Res.* 28: 707-733.
- GREIG-SMITH P. (1983). *Quantitative Plant Ecology*. 3<sup>rd</sup> Edition. London: Butterworth.
- GROVES C.P. (1970). The forgotten leaf-eaters, and the evolution of the Colobinae. In NAPIER J.R. & NAPIER P.N. (Hrsg.): *Old World Monkeys: Evolution, Systematics, and Behavior*. New York: Academic Press. 555-587.
- GROVES C.P. (1973). Notes on the ecology and behaviour of the Angola colobus (*Colobus angolensis* P.L. Sclater 1860) in N.E. Tanzania. *Folia Primat.* 20: 12-26.
- GROVES C.P. (2000). The phylogeny of the Cercopithecoidea. In WHITEHEAD P.F. & CLIFFORD J.J. (Hrsg.): *Old World Monkeys*. Cambridge: Cambridge University Press. 77-98.
- GROVES C.P. (2001). *Primate Taxonomy*. Washington, London: Smithsonian Institution Press.
- GUPTA A.K. & CHIVERS D.J. (2000). Feeding Ecology and Conservation of the Golden Langur *Trachypithecus geei* KHAJURIA 1956 in Tripura, Northeast India. *Journal of Bombay Natural History Society* 97 (3): 349-362.
- HAMILTON D.W. (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52.
- HARDY G.M. (1988). *Comparative Socio-Ecology of Dusky Langurs at Kuala Lompat, West Malaysia*. PhD dissertation, University of Cambridge.

- HARRISON S. (1994). Metapopulations and conservation. In EDWARDS P.J., MAY R.M. & WEBB N.R. (Hrsg.): Large-Scale Ecology and Conservation Biology. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 111-128.
- HART T.B., HART J.A. & MURPHY P.G. (1989). Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *Am. Nat.* 133: 613-633.
- HARTERT E. (1896). List of a collection of birds made in Lombok by Mr. Alfred Everett. *Novit. Zool.* 3: 591-599.
- HARVEY P.H., MARTIN R.D. & CLUTTON-BROCK T.H. (1987). Life histories in comparative perspective. In SMUTS B.B., CHENEY D.L., SEYFARTH R.M., WRANGHAM R.W. & STRUHSAKER T.T. (Hrsg.): Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press. 181-196.
- HEGNAUER R. (1989). Chemotaxonomie der Pflanzen. Band VIII. Basel, Boston, Berlin: Birkhäuser Verlag.
- HILL W.C.O. (1952). On the external and visceral anatomy of the olive colobus monkey (*Procolobus verus*). *Proceed. Zool. Soc. Lond.* 122: 127-186.
- HILL W.C.O. (1958). Pharynx, oesophagus, stomach, small and large intestine: form and position. *Primatologia* 3: 139-207.
- HILL W.C.O. (1964). The maintenance of langurs (Colobinae) in captivity: experiences and some suggestions. *Folia Primatologica* 2: 222-231.
- HLADIK C.M. (1977). A Comparative Study of the Feeding Strategies of Two Sympatric Species of Leaf Monkeys: *Presbytis senex* and *Presbytis entellus*. In CLUTTON-BROCK T.H. (Hrsg.): Primate Ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes. London: Academic Press 324-353.
- HLADIK C.M. & CHIVERS D.J. (1994). Foods and the digestive system. In CHIVERS D. J. & LANGER P. (Hrsg.): The digestive system in mammals. Cambridge: Cambridge University Press. 65-73.
- HOBSON P.N. (Hrsg.) (1988). The Rumen Microbial Ecosystem. London: Elsevier Applied Science.
- HÖRNICKE H. & BJÖRNHAG G. (1980). Coprophagy and related strategies for digesta utilization. In RUCKEBUSCH Y. & THIVEND P. (Hrsg.): Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants. Lancaster: MTP Press. 707-730.
- HOHMANN G. (1989). Comparative Study of Vocal Communication in Two Asian Leaf Monkeys, *Presbytis johnii* and *Presbytis entellus*. *Folia Primatol.* 52: 27-57.
- HORN H.S. (1981). Optimale Fortpflanzungs- und Lebenslaufstrategien. In KREBS J.R. & DAVIES N.B. (Hrsg.): Öko-Ethologie. Berlin, Hamburg: Parey. 318-331.
- HOUSTON A.I. & MCNAMARA J.M. (1986). Evaluating the selection pressure on foraging decisions. In CAMPAN R. & ZAYAN R. (Hrsg.): Relevance of Models and Theories in Ethology. Toulouse: Private Press. 61-75.
- HOUSTON A.I. & MCNAMARA J.M. (1988). A framework for the functional analysis of behaviour. *Beh. Brain Sciences* 11: 117-163.
- HRDY S.B. (1974). Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatologica* 22: 19-58.
- HRDY S.B. (1977). The Langurs of Abu: Female and Male Strategies of Reproduction. Cambridge and London: Harvard Press.
- HRDY S.B. & WHITTEN P.L. (1987). Patterning of Sexual Activity. In SMUTS B.B., CHENEY D.L., SEYFARTH R.M., WRANGHAM R.W. & STRUHSAKER T.T. (Hrsg.): Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press. 370-384.

- ISLAM M.A. & HUSAIN K.Z. (1982). A Preliminary Study of the Ecology of the Capped Langur. *Folia Primatologica* 39: 145-159.
- IUCN (1994). Preliminary list of Asian primate taxa (November 1994). Gland: IUCN/SSC Primate Specialist Group.
- IUCN (2002). The 2002 IUCN Red List of Threatened Species.
- JANZEN D.H. (1979). How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 13-51.
- JANIS C. (1976). The evolutionary strategy of the Equidae and the origins of rumen and caecal digestion. *Evolution* 30: 757-774.
- JAY P. (1965). The common langur of North India. In DEVORE I. (Hrsg.): Primate behavior: Field studies of monkeys and apes. New York: Holt, Rinehart and Winston. 197-249.
- JOHNS A.D. (1986). Effects of selective logging on the behavioural ecology of West Malaysian Primates. *Ecology* 67: 684-694.
- JOLLY A. (1972). The evolution of primate behaviour. New York: Macmillan.
- JOLLY C.F. & WHITEHEAD P.F. (2000). Old World monkeys: three decades of development and change in the study of the Cercopithecoidea. In WHITEHEAD P.F. & CLIFFORD J.J. (Hrsg.): Old World Monkeys. Cambridge: Cambridge University Press. 1-28.
- KAPPELER P.M. (1999). Primate socioecology: New insights from males. *Naturwissenschaften* 85: 18-29.
- KAUFMANN J.H. (1983). On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biol. Rev.* 58: 1-20.
- KAVANAGH M. (1978). The Diet and Feeding Behaviour of *Cercopithecus aethiops tantalus*. *Folia Primatologica* 30: 30-63.
- KAVANAGH M. (1980). Invasion of the forest by the African savannah monkey: behavioural adaptations. *Behaviour* 73: 238-260.
- KAY R.N.B. & DAVIES A.G. (1994). Digestive physiology. In DAVIES A.G. & OATES J.F. (Hrsg.): Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 229-249.
- KAY R.N.B., HOPPE P.P. & MALOIJ G.M.O. (1976). Fermentative digestion of food in the colobus monkey, *Colobus polykomos*. *Experientia* 32: 485-486.
- KEVERNE E.B. (1976). Sex attractants in primates. *J. Soc. Cosm. Chem.* 27: 257-269.
- KEVERNE E.B. (1977). Hormonal regulation of reproductive behavior in the female primate. In PRASAND, ANAND & KUMAR (Hrsg.): Use of non-human primates in biomedical research. New Delhi: Indian National Science Academy. 183-204.
- KIRKPATRICK R.C. (1996). Socioecology of the Yunnan Snub-nosed Monkey (*Rhinopithecus bieti*). PhD dissertation, University of California, Davis.
- KLEIBER M. (1961). The Fire of Life. An Introduction to Animal Energetics. New York: Wiley & Sons.
- KLOFT W. & GRUSCHWITZ M. (1988). Ökologie der Tiere. 2. Auflage. Stuttgart: Ulmer.
- KÖHLER W., SCHACHTEL G. & VOLESKE P. (2002). Biostatistik. 3. Auflage. Berlin etc.: Springer.
- KOELMEYER K.O. (1959). The periodicity of leaf change and flowering in the Principal Forest Communities of Ceylon. *Ceylon Forester* 4: 157-189, 308-364.
- KÖTTER H., ROEDER R.O.G. & JUNGHANS K.H. (Hrsg.) (1979). Indonesien. Buchreihe Ländermonographien Band 11. Tübingen und Basel: Horst Erdmann.

- KOOL K.M. (1989). Behavioural ecology of the silver leaf monkey, *Trachypithecus auratus sondaicus*, in the Pangandaran Nature Reserve, West Java, Indonesia. PhD thesis, University of New South Wales, Sydney, Australia.
- KOORDERS S. H. & VALETON T. (1913). Atlas der Baumarten von Java. Leiden: Trap.
- KREBS J.R. & DAVIES N.B. (1981). Öko-Ethologie. Berlin, Hamburg: Parey.
- KREBS J.R. & DAVIES N.B. (1996). Einführung in die Verhaltensökologie. 3. neubeab. u. erw. Auflage. Berlin, Wien: Blackwell Wissenschafts-Verlag.
- KREEB K. (1983). Vegetationskunde: Methoden und Vegetationsformen unter Berücksichtigung ökosystemischer Aspekte. Stuttgart: Ulmer.
- KUHN H.-J. (1964). Zur Kenntnis von Bau und Funktion des Magens der Schlankaffen (Colobinae). *Folia Primatologica* 2: 193-221.
- KUMMER H (1968). Social organization of Hamadryas baboons. A field study. Bibliotheca Primatologica Vol. 6. Basel: Karger.
- LAMPRECHT H. (1986). Waldbau in den Tropen. Hamburg, Berlin: Paul Parey.
- LANGER P. (1986). Large mammalian herbivores in tropical forests with either hindgut- or forestomach-fermentation. *Zeitschr. Säugetierkunde* 51: 173-187.
- LANGER P. (1987). Evolutionary patterns of Perissodactyla and Artiodactyla (Mammalia) with different types of digestion. *Zeitschr. Zool. Syst. und Evolutionsforschung* 25: 212-236.
- LANGER P. (1988). The mammalian herbivore stomach: comparative anatomy, function and evolution. Stuttgart: Fischer.
- LEE P.C. (1984). Ecological constraints on the social development of vervet monkeys. *Behaviour* 91: 245-261.
- LEMBAGA PENELITIAN HUTAN (1972). Daftar Nama Pohon-Pohonan - Bali dan Lombok, Bogor: Lembaga Penelitian Hutan, Herbarium Bogoriense.
- LEMMENS R.H.M.J. & WULIJARNI-SOETJIPO N. (Hrsg.) (1991). Plant Resources of South-East Asia 3. Leiden: Backhuys Publishers.
- LI Z.Y. (1993). Preliminary investigation of the habitats of *Presbytis francoisi* and *Presbytis leucocephalus*, with notes on the activity pattern of *Presbytis leucocephalus*. *Folia Primatologica* 60: 83-93.
- LIPPOLD L. (1977). The douc langur: a time for conservation. In PRINCE R. & BOURNE G.H. (Hrsg.): Primate Conservation. New York: Academic Press. 513-538.
- LOOSE S., MLYNECK W. & RAMB R. (1997). Indonesien. Siebte Auflage. Berlin: Stefan Loose Verlag.
- LUCAS P.W. & TEAFORD M.F. (1994). Functional morphology of colobine teeth. In DAVIES A.G. & OATES J.F. (Hrsg.): Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 173-203.
- MACARTHUR R.H. & PIANKA E.R. (1966). On the optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100: 603-609.
- MACKINNON J.R & MACKINNON K.S. (1978). Comparative feeding ecology of six sympatric primates in West Malaysia. In CHIVERS D.J. & HERBERT J. (Hrsg.): Recent Advances in Primatology, Vol. 1, Behaviour. London: Academic Press. 305-321.
- MACKINNON J.R & MACKINNON K.S. (1980). Niche differentiation in a primate community. In CHIVERS D.J. (Hrsg.): Malayan Forest Primates. London: Plenum Press. 167-190.
- MAGURRAN A.E. (1988). Ecological Diversity and its Measurement. Sydney: Croom Helm.



- MAHER C.R. & LOTT D.F. (1995). Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Anim. Behav.* 49: 1581-1597.
- MANN T. & LUTWAK-MANN C. (1981). Male reproductive function and semen. Berlin: Springer.
- MARSH C. (1978). Comparative Activity Budgets of Red Colobus. In CHIVERS D.J. & HERBERT J. (Hrsg.): Recent Advances in Primatology. Vol. 1: Behaviour. London: Academic Press. 249-251.
- MARSH C.W. (1981a). Time Budget of the Tana River Red Colobus. *Folia Primatologica* 35: 30-50.
- MARSH C.W. (1981b). Ranging behaviour and its relation to diet selection in Tana River Red colobus (*Colobus badius rufomitatus*). *J. Zool. Lond.* 195: 473-492.
- MARSH C.W. & WILSON W.W. (1981). A Survey of Primates in Peninsular Malaysian Forests. Kuala Lumpur: Universiti Kebangsaan, Malaysia.
- MARTIN D.E. & GOULD K.G. (1981). The male ape genital tract and its secretions In GRAHAM C.E. (Hrsg.): Reproductive biology of the great apes. 127-162.
- MARYANTO I.; MANSJOER I.; SAJUTHI D. & SUPRIATNA J. (1997). Morphological variation in the Ebony and Silver leaf monkeys [*Trachypithecus auratus* (E. Geoffroy, 1812) and *Trachypithecus cristatus* (Raffles, 1821)] from Southeast Asia. *Treubia* 31: 113-131.
- MCCANN C. (1928). Notes on the common Indian langur (*Pithecus entellus*). *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* 33: 192-194.
- MCCANN C. (1933). Observations on some of the Indian langurs. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* 36: 618-628.
- MCCLEERY R.H. (1981). Optimale Verhaltenssequenzen und Entscheidungen. In: KREBS J.R. & DAVIES N.B. (Hrsg): Öko-Ethologie. Berlin, Hamburg: Parey. 292-317.
- MCFARLAND D. (1999). Animal Behaviour. 3<sup>rd</sup> edition. Harlow: Longman.
- MCFARLAND SYMINGTON M. (1987). Sex ratio and maternal rank in wild spider monkeys: when daughters disperse. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 421-425.
- MCKEY D.B. (1978a). Plant chemical defenses and the feeding and ranging behavior of colobus monkeys in African rain forests. PhD thesis, University of Michigan, Ann Arbor, MI.
- MCKEY D.B., GARTLAN J.S., WATERMAN P.G. & CHOO G.M. (1981). Food selection by black colobus monkeys (*Colobus satanas*) in relation to food chemistry. *Biol. J. Linn. Soc.* 16: 115-146.
- MCKEY D.B. & WATERMAN P.G. (1982). Ranging behaviour of a group of black colobus (*Colobus satanas*) in the Douala-Edea Reserve, Cameroon. *Folia Primatologica* 39: 264-304.
- MEDWAY L. (1972). Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.* 4: 117-146.
- MEHRTENS J.M. (1993). Schlangen der Welt. Stuttgart: Kosmos.
- MELNICK D.J. & PEARL M.C. (1987). Cercopithecines in Multimale Groups: genetic Diversity and Population Structure. In SMUTS B.B., CHENEY D.L., SEYFARTH R.M., WRANGHAM R.W. & STRUHSAKER T.T. (Hrsg.): Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press. 121-134.
- MICHAEL R.P. & SAAYMAN G.S. (1967). Individual differences in the sexual behavior of male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) under laboratory conditions. *Anim. Behav.* 15: 460-466.
- MILTON K. (1981). Food choice and digestive strategies by two sympatric primate species. *The American Naturalist* 117: 496-505.

- MITANI M. (1992). Preliminary results of the studies on wild western lowland gorillas and other sympatric diurnal primates in the Ndoki Forest, Northern Congo. In ITOIGAWA N., SUGIYAMA Y., SACKETT G.P. & THOMPSON R.K.R. (Hrsg.): Topics in Primatology, Vol. 2: Behavior, Ecology and Conservation. Tokyo: University of Tokyo Press. 215-224.
- MITANI J.C. & RODMAN P.S. (1979). Territoriality: The Relation of Ranging Pattern and Home Range Size to Defendability, with an Analysis of Territoriality Among Primate Species. *Beh. Ecol. Sociobiol.* 5: 241-251.
- MITCHELL A.H. (1994). Ecology of Hose's Langur, *Presbytis hosei*, in Mixed Logged and Unlogged Forest of North Borneo. PhD dissertation, Yale University.
- MOHNOT S.M. (1968). Interactions and social changes in troops of the langur, *Presbytis entellus*, in India. *Proc. Symp. Nat. Resourc. Rajasthan*: 505-514.
- MOORE J. (1984). Female transfer in primates. *Int. J. Primatol.* 5: 537-589.
- MOORE P.D. & CHAPMAN S.B. (1986). Methods in Plant Ecology. Second Edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- MORSE D.H. (1980). Behavioural Mechanisms in Ecology. Cambridge: Harvard University Press.
- MÜHLENBERG M. (1993). Freilandökologie. 3. überarb. Auflage. Heidelberg, Wiesbaden: Quelle & Meyer.
- MUELLER-DOMBOIS D. & ELLENBERG H. (1974). Aims and Methods of Vegetation Ecology. New York: John Wiley & Sons.
- MUKHERJEE R.P. (1978). Further Observations on the Golden Langur (*Presbytis geei*, KHAJURIA 1956) with a note to Capped Langur (*Presbytis pileatus*, BLYTH 1843) of Assam. *Primates* 19 (4): 737-747.
- NAGY K.A. & MILTON K. (1979). Energy metabolism and food consumption by wild howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Ecology* 60: 475-480.
- NAPIER J.R. (1970). Paleoeecology and catarrhine evolution. In NAPIER J.R. & NAPIER P.H. (Hrsg.): Old World Monkeys: Evolution, Systematics and Behaviour. New York: Academic Press. 53-95.
- NAPIER P.H. (1985). Catalogue of primates in the British Museum (Natural History) and elsewhere in the British Isles. Part III: Family Cercopithecidae, subfamily Colobinae. London: British Museum (Natural History).
- NAPIER J.R. & NAPIER P.H. (Hrsg.) (1970). Old World Monkeys: Evolution, Systematics, and Behavior. New York: Academic Press
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL (1981). Techniques for the Study of Primate Population Ecology. Washington: National Academy Press.
- NEWTON P.N. (1984). The ecology and social organisation of hanuman langurs (*Presbytis entellus*, Dufresne 1797) in Kanha Tiger Reserve, Central Indian Highlands. PhD thesis, University of Oxford.
- NEWTON P.N. (1988a). The structure and phenology of a moist deciduous forest in the Central Indian Highlands. *Vegetatio* 75: 3-16.
- NEWTON P.N. (1988b). The variable social organization of hanuman langur (*Presbytis entellus*), infanticide and the monopolization of females. *Int. J. Primatol.* 9: 59-77.
- NEWTON P.N. & DUNBAR R.I.M. (1994). Colobine monkey society. In DAVIES A.G. & OATES J.F. (Hrsg.): Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 311-346.
- NIEMEYER C.L. & ANDERSON J.R. (1983). Primate harassment of matings. *Ethol. Sociobiol.* 4: 205-220.

- NIEMEYER C.L. & CHAMOVE A.S. (1983). Motivation and harassment of matings in stump-tail macaques. *Behaviour* 87: 298-323.
- NIJMAN V. (2000). Geographic distribution of ebony leaf monkey *Trachypithecus auratus* (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1812) (Mammalia: Primates: Cercopithecidae). *Contr. Zool.* 69 (3): 157-177.
- NISHIDA T. & HIRAIWA-HASEGAWA M. (1987). Chimpanzees and Bonobos: Cooperative Relationships among Males. In SMUTS B.B., CHENEY D.L., SEYFARTH R.M., WRANGHAM R.W. & STRUHSAKER T.T. (Hrsg.): *Primate Societies*. Chicago: University of Chicago Press. 165-177.
- NORTON G.W. (1986). Leadership: decision processes of group movement in yellow baboons. In ELSE J.G. & LEE P.C. (Hrsg.): *Primate ecology and conservation*. Cambridge: Cambridge University Press. 145-156.
- NOWAK R.M. (1991). *Walker's Mammals of the World*. The John Hopkins University Press, Baltimore & London.
- OATES J.F. (1974). The ecology and behaviour of the black-and-white colobus monkey (*Colobus guereza* Rüppell) in East Africa. PhD thesis, University of London, England.
- OATES J.F. (1977a). The Guereza and its Food. In CLUTTON-BROCK T.H. (Hrsg.): *Primate Ecology: Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes*. London: Academic Press 276-321.
- OATES J.F. (1977b). The social life of the black-and-white colobus monkey (*Colobus guereza*). *Z. Tierpsychol.* 45: 1-60.
- OATES J.F. (1994). The natural history of African colobines. In DAVIES A.G. & OATES J.F. (Hrsg.): *Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. 75-128.
- OATES J.F. & DAVIES A.G. (1994). What are the colobines? In DAVIES A.G. & OATES J.F. (Hrsg.): *Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. 1-9.
- OATES J.F., DAVIES A.G. & DELSON E. (1994). The diversity of living colobines. In DAVIES A.G. & OATES J.F. (Hrsg.): *Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. 45-73.
- OATES J.F., WATERMAN P.G. & CHOO G.M. (1980). Food selection by the South Indian leaf-monkey *Presbytis johnii*, in relation to leaf chemistry. *Oecologia* 45: 45-56.
- OATES J.F. & WHITESIDES G.H. (1990). Association between olive colobus (*Procolobus verus*), diana guenons (*Cercopithecus diana*), and other forest monkeys in Sierra Leone. *Am. J. Primat.* 21: 129-146.
- OBOUSSIER H. & VON MAYDELL G.A. (1959). Zur Kenntnis des Indischen Goldlangurs. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere (Berlin)* 48: 102-114.
- OHWAKI K., HUNGATE R.E., LOTTER L., HOFMANN R.R. & MALOIY G.M.O. (1974). Stomach fermentation in East African colobus monkeys in their natural state. *Applied Microbiology* 27: 713-723.
- PARRA R. (1978). Comparison of Foregut and Hindgut Fermentation in Herbivores. In MONTGOMERY G.G. (Hrsg.): *The Ecology of Arboreal Folivores*. Washington: Smithsonian Institution Press. 205-229.
- PAUL A. (1998). *Von Affen und Menschen*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft.
- PAUL A. & KUESTER J. (1990). Adaptive significance of sex ratio adjustment in semifree-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*) at Salem. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 287-293.
- PEET R.K. (1974). The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 285-307.
- PERES C.A. (1991). Ecology of Mixed-Species Groups of Tamarins in Amazonian Terra Firme Forest. PhD thesis, University of Cambridge.

- PERRIN M.R. (1994). Herbivory and niche partitioning. In CHIVERS D. J. & LANGER P. (Hrsg.): The digestive system in mammals. Cambridge: Cambridge University Press. 128-149.
- PIELOU E.C. (1966). Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse. *American Nat.* Vol. 100, No. 914: 463-465.
- PIELOU E.C. (1969). An Introduction to Mathematical Ecology. New York: John Wiley & Sons.
- PIELOU E.C. (1975). Ecological Diversity. New York: John Wiley & Sons.
- POCOCK R.I. (1935). The monkeys of the genera *Pithecus* (or *Presbytis*) and *Pygathrix* found to the East of the Bay of Bengal. *Proceed. Zool. Soc. Lond.*: 895-961.
- PODZUWEIT D. (1994). Sozio-Ökologie weiblicher Hanuman Languren (*Presbytis entellus*) in Ramnagar, Südnepal. Göttingen: Cuvillier.
- POIRIER F.E. (1968). The Nilgiri langur (*Presbytis johnii*) mother-infant dyad. *Primates* 9: 45-68.
- POIRIER F.E. (1969). The Nilgiri Langur (*Presbytis johnii*) troop: its composition, structure, function and change. *Folia Primatologica* 10: 20-47.
- POIRIER F.E. (1970a). The Nilgiri langur (*Presbytis johnii*) of South India. In ROSENBLUM L.A. (Hrsg.): Primate Behaviour: Developments in Field and Laboratory Research. New York: Academic Press. 251-383.
- POIRIER F.E. (1970b). Dominance Structure of the Nilgiri Langur (*Presbytis johnii*) of South India. *Folia Primatologica* 12: 161-186.
- POIRIER F.E. (1974). Colobine Aggression: A Review. In HOLLOWAY R.L. (Hrsg.): Primate Aggression, Territoriality and Xenophobia. New York, London: Academic Press. 123-157.
- POLLOCK J.I. (1975). Social behaviour and ecology of *Indri indri*. PhD thesis, University of London.
- POPE T.R. (1989). The influence of mating system and dispersal patterns on the genetic structure of Red Howler Monkey populations. PhD University of Florida, Gainesville.
- PUSEY A.E. & PACKER C. (1987). Dispersal and Philopatry. In SMUTS B.B., CHENEY D.L., SEYFARTH R.M., WRANGHAM R.W. & STRUHSAKER T.T. (Hrsg.): Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press. 250-266.
- RAEMAKERS J. (1979). Ecology of sympatric gibbons. *Folia Primatologica* 31: 227-245.
- RAMACHANDRAN K.K. & GIGI J.K. (2001). Feeding Ecology of Nilgiri Langur (*Trachypithecus johnii*) in Silent Valley National Park, Kerala, India.
- RATHCKE B. & LACEY E.P. (1985). Phenological Patterns of Terrestrial Plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179-214.
- RICHARD A.F. (1985). Primates in Nature. New York: W.H. Freeman & Company.
- RICHARDS P.W. (1998). The Tropical Rain Forest. Second edition. Cambridge: Cambridge University Press.
- RIPLEY S. (1984). Environmental grain, niche diversification and feeding behaviour in primates. In CHIVERS D.J., WOOD B.A. & BILSBOROUGH A. (Hrsg.): Food Acquisition and Processing in Primates. New York: Plenum Press. 33-72.
- RISSE P.G. & RICE E.L. (1971). Diversity in Tree Species in Oklahoma Upland Forest. *Ecology* Vol. 52, No. 5: 876-880.
- RKL (1997). Rencana Karya Lima Tahun (RKL) Taman Nasional Bali Barat. Periode Tahun Anggaran 1997/1998 S/D 2001/2002. Cekik: TNBB (West Bali National Park).

- ROBERTS M. & COLLINS L. (1978). Arboreal Folivores in Captivity - Maintenance of a Delicate Minority. In MONTGOMERY G.G. (Hrsg.): *The Ecology of Arboreal Folivores*. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press. 5-12.
- ROHLF F.J. & SOKAL R.R. (1995). *Statistical Tables*. Third Edition. New York: W.H. Freeman and Company.
- ROSENBLUM L.L.; SUPRIATNA J.; HASAN M.N. & MELNICK D.J. (1997). High Mitochondrial DNA Diversity with Little Structure Within and Among Leaf Monkey Populations (*Trachypithecus cristatus* and *Trachypithecus auratus*). *Int. J. Primat* 18 (6): 1005-1028.
- RUDRAN R. (1973). Adult Male Replacement in One-Male Troops of Purple-Faced Langurs (*Presbytis senex senex*) and its effect on Population Structure. *Folia Primatologica* 19: 166-192.
- RUHIYAT Y. (1983). Socio-ecological study of *Presbytis aygula* in West Java. *Primates* 24: 344-359.
- SACHS L. (1999). *Angewandte Statistik*. Neunte Auflage. Berlin, Heidelberg: Springer.
- SCHIMPER A.F.W. (1935). *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. 3. Auflage. Jena: Gustav Fischer.
- SCHMIDT F.H. & FERGUSON J.H.A. (1951). Rainfall types based on wet and dry period ratios for Indonesia with western New Guinea. *Verhandel. Djawatan Meteorol. Dan Geofisik, Jakarta*, 42.
- SCHOENER T.W. (1987). A brief history of optimal foraging ecology. In KAMIL A.C., KREBS J.R. & PULLIAM H.R. (Hrsg.): *Foraging behaviour*. London: Plenum Press. 5-67.
- SCHOENER T.W. (1991). Extinction and the nature of the metapopulation. *Acta Oecologica* 12: 53-75.
- SETH P.K. & SETH S. (1986). Ecology and behaviour of rhesus monkeys in India. In: ELSE J. & LEE P. (Hrsg.): *Primate ecology and conservation*. Cambridge: Cambridge University Press. 89-104.
- SIEGEL S. & CASTELLAN N.J. (1988). *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. Second edition. New York etc.: McGraw-Hill, Inc.
- SIGG H. & STOLBA A. (1981). Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia Primatologica* 36: 40-75.
- SILK J.B. (1983). Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive abilities. *Am. Nat.* 121: 56-66.
- SMALL M.F. (1988). Female sexual behavior and conception: are there really sperm to spare? *Current Anthropology* 29: 81-88.
- SOKAL R.R. & ROHLF F.J. (1995). *Biometry*. Third Edition. New York: W.H. Freeman and Company.
- SOMMER V. (1985). Weibliche und männliche Reproduktionsstrategien der Hanuman-Languren (*Presbytis entellus*) von Jodhpur, Rajasthan / Indien. Dissertation. Universität Göttingen.
- SOMMER V. (1989). Sexual Harassment in Langur Monkeys (*Presbytis entellus*): Competition for Ova, Sperm, and Nuture? *Ethology* 80: 205-217.
- SOMMER V. & RAJPUROHIT L.S. (1989). Male reproductive success in harem groups of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Int. J. Primatol.* 10: 293-317.
- SOSEF M.S.M., HONG L.T. & PRAWIROHATMODJO S. (Hrsg.) (1998). *Plant Resources of South-East Asia 5*. Leiden: Backhuys Publishers.
- STANFORD C.B. (1988). Ecology of the capped langur and Phayre's leaf monkey in Bangladesh. *Prim. Con.* 9: 125-128.
- STANFORD C.B. (1991). *The Capped Langur in Bangladesh: Behavioral Ecology and Reproductive Tactics*. *Contr. Primat.* 26. Basel: Karger.

- STANFORD C.B. (1992). Costs and benefits of allomothering in wild capped langurs (*Presbytis pileata*). *Behav. Ecol. Sociobio.* 30: 29-34.
- STANFORD C.B. (1998). Predation and male bonds on primate societies. *Behaviour* 135: 513-533.
- STARCK D. (1975). Neenkephalisation. Die progressive Entfaltung des Neuhirns in der menschlichen Stammesgeschichte. In KURTH G. & EIBL-EIBESFELDT I. (Hrsg.): Hominisation und Verhalten. Stuttgart: Gustav Fischer. 201-233.
- STEENBEEK R., ASSINK P. & WICH S.A. (1999). Tenure related changes in wild Thomas's Langurs II: Loud calls. *Behaviour* 136: 627-650.
- STERCK E.H.M. (1997). Determinants of Female Dispersal in Thomas Langurs. *Am. J. Primatol.* 42: 179-198.
- STERCK E.H.M. & KORSTJENS A.H. (2000). Female dispersal and infanticide avoidance in primates. In VAN SCHAİK C.P. & JANSON C.H. (Hrsg.): Infanticide by males and its implications. Cambridge: Cambridge University Press. 293-321.
- STEVENS C.E., ARGENZIO R.A. & CLEMENS E.T. (1980). Microbial digestion: rumen versus large intestine. In RUCKEBUSCH Y. & THIVEND P. (Hrsg.): Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants. Lancaster: MTP Press. 685-706.
- STEWART K.J. & HARTCOURT A.H. (1987). Gorillas: Variations in female relationships. In SMUTS B.B., CHENEY D.L., SEYFARTH R.M., WRANGHAM R.W. & STRUHSAKER T.T. (Hrsg.): Primate Societies. Chicago. University of Chicago Press. 155-164.
- STRASBURGER E. & SITTE P. (2002). Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 35. Auflage. Heidelberg, Berlin: Spektrum.
- STRASSER E. (1992). Hindlimb proportions, allometry and biomechanics in Old World Monkeys (Primates, Cercopithecoidea). *Am. J. Phys. Anthropol.* 87: 187-213.
- STRUHSAKER T.T. (1975). The Red Colobus Monkey. Chicago: University of Chicago Press.
- SU Y., REN R., YAN K., LI J. & ZHOU Y. (1999). Preliminary survey of the home range and ranging behavior of golden monkeys (*Rhinopithecus roxellanae*) in Shennongjia National Natural Reserve, Hubei, China. In JABLONSKI N. (Hrsg.): The Natural History of the Doucs and Snub-nosed Langurs. Singapore: World Scientific Publications.
- SUGIYAMA Y. (1964). Group composition, population density, and some socioecological observations of hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Primates* 5: 7-38.
- SUGIYAMA Y. (1965). On the social change of hanuman langurs (*Presbytis entellus*) in their natural condition. *Primates* 6: 381-418.
- SUGIYAMA Y. (1976). Characteristics of the ecology of the Himalayan langurs. *J. Hum. Evol.* 5: 249-277.
- SUZUKI K., MIYAKE M., HAYAMA T. & EHARA A. (1991). Comparative study of the gastric mucosa in primates. In EHARA A., KIMURA T., TAKENAKA O. & IWAMOTO M. (Hrsg.): Primatology Today. Amsterdam: Elsevier. 587-588.
- SYNNOTT A.L., FULKERSON W.J. & LINDSAY D.R. (1981). Sperm output by rams and distribution amongst ewes under conditions of continual mating. *J. Reproduction and Fertility* 61: 355-361.
- TEAFORD M.F. (1983). The morphology and wear of the lingual notch in macaques and langurs. *Am. J. Phys. Anthropol.* 60: 7-14.
- TERBORGH J. (1983). Five New World Primates. A Study in Comparative Ecology. Princeton: Princeton University Press.
- TILSON R.L. (1977). Social organization of Simakobu monkeys (*Nasalis concolor*) in Siberut island, Indonesia. *J. mammal* 58: 202-212.

- TISCHLER W. (1993). Einführung in die Ökologie. 4. Auflage. Stuttgart: Fischer.
- TRIVERS R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In CAMPBELL B. (Hrsg.): Sexual selection and the Descent of Man. Chicago: Aldine. 136-179.
- ULLRICH W. (1961). Zur Biologie und Soziologie der Colobusaffen (*Colobus guereza caudatus* Thomas 1885). *Der Zoologische Garten* 25: 305-368.
- VAN SCHAIK C.P. (1983). Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour* 87: 120-144.
- VAN SCHAIK C.P. & HÖRSTERMANN M. (1994). Predation risk and the number of adult males in a primate group: A comparative test. *Beh. Ecol. & Sociobiol.* 35: 261-272.
- VAN SCHAIK C.P., ASSINK P.R. & SALAFSKY N. (1992). Territorial Behaviour in Southeast Asian Langurs: Resource Defense or Mate Defense? *Am. J. Primat.* 26: 233-242.
- VAN SCHAIK C.P., TERBORGH J.W. & WRIGHT S.J. (1993). The phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for primary consumers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 353-377.
- VOGEL C. (1971). Behavioural differences of *Presbytis entellus* in two different habitats. In KUMMER H. (Hrsg.): *Proc. 3<sup>rd</sup> Int. Congr. Primat., Zürich 1970*. Basel: Karger.
- VOGEL C. (1976). Ökologie, Lebensweise und Sozialverhalten der Grauen Languren in verschiedenen Biotopen Indiens. *Fortschritte der Verhaltensforschung* 17. Berlin, Hamburg: Paul Parey.
- VOGT M. (1997). Untersuchungen zum Verhalten von Haubenlanguren (*Trachypithecus auratus*) im Zoologischen Garten "Wilhelma". Diplomarbeit, Universität Tübingen.
- VOGT M. (2001). Zur Naturschutzsituation im West-Bali-Nationalpark. *ZGAP Mitteilungen* 17 (1): 23-25.
- VOLAND E. (2000). Grundriss der Soziobiologie. 2. überarb. Auflage. Heidelberg, Berlin: Spektrum.
- WALLACE A.R. (1860). On the zoological geography of the Malay archipelago. *J. Linn. Soc. Lond.* 14: 172-184.
- WALLACE A.R. (1869). The Malay archipelago. London: MacMillan.
- WALTER H. & BRECKLE S-W. (1999). Vegetationen und Klimazonen: Grundriß der globalen Ökologie. 7. Auflage. Stuttgart: Ulmer.
- WALTER H. & LIETH H. (1967). Klimadiagramm-Weltatlas. Jena: G.Fischer.
- WASER P. & JONES W.T. (1983). Natal philopatry among solitary mammals. *Quart. Rev. Biol.* 58: 355-390.
- WATERMAN P.G. (1984). Food acquisition and processing by primates as a function of plant chemistry. In CHIVERS D.J., WOOD B.A. & BILSBOROUGH A. (Hrsg.): Food Acquisition and Processing by Primates. New York: Plenum Press. 177-211.
- WATERMAN P.G. & KOOL K. M. (1994). Colobine food selection and plant chemistry. In DAVIES A.G. & OATES J.F. (Hrsg.): Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 251-284.
- WATERMAN P.G. & MCKEY D.B. (1989). Herbivory and secondary compounds in rain-forest plants. In LIETH H. & WERGER M.J.A. (Hrsg.): Tropical Rain Forest Ecosystems. Amsterdam: Elsevier. 513-536.
- WEITZEL V. (1983). A preliminary analysis of the dental and cranial morphology of *Presbytis* and *Trachypithecus* in relation to diet. MA thesis, Australian National University, Canberra, Australia.
- WEITZEL V. & GROVES C.P. (1985). The Nomenclature and Taxonomy of the Colobine Monkeys of Java. *Int. J. Primat.* 6 (4): 399-409.

- WEITZEL V.; YANG C.M. & GROVES C.P. (1988). A catalogue of primates in the Singapore Zoological reference Collection. *Raff. Bull. Zool.* 36: 1-166.
- WHITMORE T.C. (1984). Tropical rain forests of the Far East. Second edition. Oxford: Oxford University Press.
- WHITMORE T.C. (1998). An Introduction to Tropical Rain Forests. Second edition. Oxford: Oxford University Press.
- WHITTAKER R.H. (1975). Communities and ecosystems. Second Edition. New York: Macmillan.
- WHITTEN T., SOERIAATMADJA R.E. & AFIFF S.A. (1996): The Ecology of Java and Bali. The Ecology of Indonesia Series Volume II. Singapore: Periplus Editions.
- WILSON E.O. (1975). Sociobiology - The new synthesis. Cambridge: Harvard University Press.
- WINKLER P., LOCH H. & VOGEL C. (1984). Life history of Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). Reproductive parameters, infant mortality and troop development. *Folia Primatologica* 43: 1-23.
- WINKLER P., PODZUWEIT D. & BORRIES C. (1993). Zur Toleranz gezwungen - oder warum Hanuman-Languren nicht nur in Harems leben. In VOLAND E. (Hrsg.): Evolution und Anpassung. Stuttgart: Hirzel. 94-103.
- WOLF K.E. & FLEAGLE J.G. (1977). Adult Male Replacement in a Group of Silvered Leaf-monkeys (*Presbytis cristata*) at Kuala Selangor, Malaysia. *Primates* 18 (4): 949-955.
- WRANGHAM R.W. (1980). An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75: 262-300.
- WRANGHAM R.W. (1987). Evolution of Social Structure. In SMUTS B.B., CHENEY D.L., SEYFARTH R.M., WRANGHAM R.W. & STRUHSAKER T.T. (Hrsg.): Primate Societies. Chicago: University of Chicago Press. 282-296.
- WRANGHAM R.W. & WATERMAN P.G. (1981). Feeding behaviour of vervet monkeys on *Acacia tortilis* and *Acacia xanthophloea*: with special reference to reproductive strategies and tannin production. *J. Anim. Ecol.* 50: 715-731.
- XIA Q., XIAO P. & WANG L. (1997). Ethnopharmacology of *Phyllanthus emblica* L. *Zhongguo Zhongyao Zazhi* 22(9): 515-518, 525, 574.
- YEAGER C.P. (1989). Proboscis Monkey (*Nasalis larvatus*) Social Organization and Ecology. PhD thesis, University of California, Davis).
- YEAGER C.P. & KIRKPATRICK R.C. (1998). Asian Colobine Social Structure: Ecological and Evolutionary Constraints. *Primates* 39 (2): 147-155.
- YEAGER C.P. & KOOL K. (2000). The behavioural ecology of Asian colobines. In WHITEHEAD P.F. & CLIFFORD J.J. (Hrsg.): Old World Monkeys. Cambridge: Cambridge University Press. 496-521.
- ZIMMERMANN E. (1992). Vocal communication by nonhuman primates. In MARTIN R.D., PILBEAM B. & JONES J.S. (Hrsg.): The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 124-128.
- ZIMMERMANN E., BEARDER S.K., DOYLE G.A. & ANDERSSON A. (1988). Variations in vocal patterns of Senegal and South African lesser bushbabies and their implications for taxonomic relationships. *Folia Primatol.* 51: 87-105.
- ZIMMERMANN E., NEWMAN J.D. & JÜRGENS U. (1995). Current Topics in Primate Vocal Communication. New York & London: Plenum Press.
- ZUMPE D. & MICHAEL R.P. (1983). A comparison of the behavior of *Macaca fascicularis* and *Macaca mulatta* in relation to the menstrual cycle. *Am. J. Primat.* 4: 55-72.



## **ANHANG I** Altersklassifikation

In Anlehnung an andere *Trachypithecus*-Studien (z.B. BECKWITH 1995; HARDY 1988; STANFORD 1991) sowie basierend auf eigenen Zoo- (VOGT 1997) und Freilandbeobachtungen wurden die Haubenlanguren in dieser Arbeit in folgende Altersklassen eingeteilt:

- Infans 1** 0 - 5 Monate, d.h. bis die Umfärbung des Natakleides nahezu abgeschlossen ist.
- Infans 2** 5 - 15, max. 18 Monate, bis zur vollständigen Entwöhnung.
- Juvenil** 15 Monate - 3 (Weibchen) bzw. 4 Jahre (Männchen). Körpergröße (KG) < 75% KG von Adulten.  
Biologisches Kriterium: bis zum Einsetzen der Geschlechtsreife.
- Subadult** Weibchen: 3 - 4 Jahre, Männchen: 4 - 6 Jahre, Körpergröße  $\geq$  75% KG von Adulten.  
Biologisches Kriterium: ab Einsetzen der Geschlechtsreife.
- Adult** Weibchen: ab 4 Jahren; biologisches Kriterium: ab der ersten Geburt.  
Männchen: ab 6 - 7 Jahren; biologisches Kriterium: vollständige körperliche Reife, d.h. Canini durchgebrochen, Muskulatur voll entwickelt.

Die im Text gelegentlich gebrauchte Bezeichnung 'Jungtiere' bezieht sich auf die Altersklassen Infans 1, Infans 2 und Juvenil, unter 'Erwachsene' werden die Klassen Subadult und Adult zusammengefaßt.

**ANHANG II** Aktivitätsklassen und Verhaltenselemente

Klasse	Element	Code	Bemerkung
Nahrungsaufnahme	Fressen	F	hierzu wurden auch Verhaltensweisen wie Greifen nach, zum Mund führen und sonstige Manipulationen eines Nahrungsteiles gezählt
	Trinken	TR	ohne Milchsaugen der Jungtiere
Inaktivität	Ruhen	R	Individuum mit keiner der anderen Aktivitäten beschäftigt, Augen geschlossen
	Umhersehen	US	wie Ruhen, doch Augen geöffnet
Fortbewegung	F. am Boden	MB	alle Fortbewegungselemente ohne eine für die Beobachterin erkennbare Verbindung zur Nahrungssuche bzw. -aufnahme oder zu sozialen Verhaltensweisen
	F. innerhalb Liane	MIL	
	F. innerhalb Baum	MIB	
	F. innerhalb Strauch	MISR	
	F. zwischen 2 Substraten	MZS	
Sozialverhalten	Aggression	AGG	alle agonistischen Handlungen wie Verdrängen, Haare ziehen, Schubsen, Schlagen nach, Treten, Verfolgen, Aufreiten, am Fell reißen, Anspringen, Beißen
	Submission	SUB	Präsentieren der Ano-Genital-Region, Freiwillige Platzaufgabe
	Grooming aktiv	GA	aktive Fellpflege
	Grooming passiv	BG	'Gepflegt werden'
	Kopulationsaufforderung	X	s. Kap. 4.5
	Kopulation	KOP	
	Umarmen	UM	
	Spielen	P	solitäres und soziales Spielen
	Baby-Transfer aktiv	BTA	aktive Abnahme eines Jungtieres
	Baby-Transfer passiv	BTP	einem Ind. wird das Jungtier abgenommen
	Infans an sich nehmen	TI	ein 'freies', also nicht von einem anderen Ind. getragenes Jungtier wird an sich genommen
Vokalisation	Fiepen	FIEP	leiser Fieplaut, langgezogenes 'iiii'
	Kreischn	SCR	lautes, hohes Quietschen
	Grunzen	GRU	leises Ächzen
	Sammellaut	SL	s. Kap. 4.5
	Warnlaut	WL	s. Kap. 4.5
	Huplaut	HL	s. Kap. 4.5
	Keckern	KEK	s. Kap. 4.5
weitere Elemente	Autogrooming	AUG	Pflege des eigenen Fells
	Kratzen	KR	
	Beobachten	W	aufmerksames Taxieren eines in unmittelbarer Nähe (0-ca.10m) befindlichen Objektes, Gruppenmitgliedes, fremden Artgenossen etc.
	Scannen	SC	'in die Ferne starren': Absuchen der Umgebung bzw. Beobachten eines weiter entfernten Objektes (z.B. einer fremden Gruppe) von einem geeigneten Aussichtspunkt aus
	Imponiersprünge	IMP	steifbeiniges, kraftvolles und möglichst geräuschvolles Springen
	Nachgehen	FO	typisches Verhalten von Jungtieren, wenn die Mutter aufbrach und es dabei nicht getragen wurde
	Klammern	KLA	Ein Jungtier klammert am Fell eines anderen Individuums (meist eines Weibchens), dabei kann es auch Nippelkontakt haben und Milch saugen, was allerdings nicht immer eindeutig zu erkennen war.

## ANHANG III 'scan-sampling'-Statistik

## Gruppe A: Juli 1999 - Juni 2000

Monat	scans	IAE	IAE-E	Tag	Datum	Zeit	scans	IAE	IAE-E
Jul 99	332	2705	1885	1	12.07.1999	06:50-17:50	67	510	354
				2	13.07.1999	07:00-17:50	66	463	332
				3	14.07.1999	06:50-17:50	67	617	440
				4	15.07.1999	07:10-17:50	65	573	392
				5	16.07.1999	06:50-17:50	67	542	367
Aug 99	332	2500	1707	1	06.08.1999	06:50-17:50	67	459	316
				2	07.08.1999	07:00-17:50	66	519	346
				3	08.08.1999	06:50-17:50	67	476	324
				4	09.08.1999	07:00-17:50	66	552	389
				5	10.08.1999	07:00-17:50	66	494	332
Sep 99	329	2791	1897	1	06.09.1999	06:50-17:50	67	557	385
				2	07.09.1999	06:40-17:50	68	665	443
				3	08.09.1999	07:10-17:50	64	491	327
				4	09.09.1999	07:30-17:50	63	522	368
				5	10.09.1999	06:50-17:50	67	556	374
Okt 99	338	2374	1447	1	04.10.1999	06:40-17:50	68	442	281
				2	05.10.1999	06:50-17:50	67	431	251
				3	06.10.1999	06:50-17:50	67	533	327
				4	07.10.1999	06:40-17:50	68	491	301
				5	08.10.1999	06:40-17:50	68	477	287
Nov 99	326	2419	1498	1	01.11.1999	06:50-17:50	67	502	301
				2	02.11.1999	06:40-17:50	68	498	314
				3	03.11.1999	06:40-17:50	68	526	337
				4	04.11.1999	07:00-17:00	60	409	256
				5	05.11.1999	07:30-17:50	63	484	290
Dez 99	332	2382	1463	1	01.12.1999	06:20-17:50	70	526	312
				2	02.12.1999	06:40-17:50	68	496	292
				3	03.12.1999	08:10-17:50	59	410	261
				4	04.12.1999	06:30-17:50	69	508	312
				5	05.12.1999	07:00-17:50	66	442	286
Jan 00	331	2019	2019	1	24.01.2000	07:00-17:50	66	403	403
				2	25.01.2000	07:00-17:50	66	415	415
				3	26.01.2000	07:00-17:50	66	410	410
				4	27.01.2000	06:50-17:50	67	416	416
				5	28.01.2000	07:00-17:50	66	375	375
Feb 00	333	1975	1975	1	07.02.2000	07:00-17:50	66	355	355
				2	08.02.2000	06:50-17:50	67	380	380
				3	09.02.2000	06:50-17:50	67	359	359
				4	10.02.2000	07:00-17:50	66	442	442
				5	11.02.2000	06:50-17:50	67	439	439
Mrz 00	332	1982	1982	1	06.03.2000	07:00-17:50	66	383	383
				2	07.03.2000	06:50-17:50	66	408	408
				3	08.03.2000	06:50-17:50	67	375	375
				4	09.03.2000	06:50-17:50	67	407	407
				5	10.03.2000	07:00-17:50	66	409	409
Apr 00	338	2153	2153	1	06.04.2000	06:30-17:50	69	389	389
				2	07.04.2000	06:50-17:50	67	465	465
				3	08.04.2000	06:50-17:50	67	440	440
				4	09.04.2000	06:50-17:50	67	392	392
				5	10.04.2000	06:40-17:50	68	467	467
Mai 00	334	2153	2153	1	01.05.2000	06:40-17:50	68	393	393
				2	02.05.2000	07:00-17:50	66	406	406
				3	03.05.2000	07:00-17:50	66	461	461
				4	04.05.2000	06:50-17:50	67	468	468
				5	05.05.2000	06:50-17:50	67	425	425
Jun 00	333	2591	2591	1	01.06.2000	07:00-17:50	66	504	504
				2	02.06.2000	07:00-17:50	66	506	506
				3	03.06.2000	06:50-17:50	67	597	597
				4	04.06.2000	06:50-17:50	67	470	470
				5	05.06.2000	06:50-17:50	67	514	514
12	3990	28044	22770	60			3990	28044	22770

## ANHANG III Fortsetzung

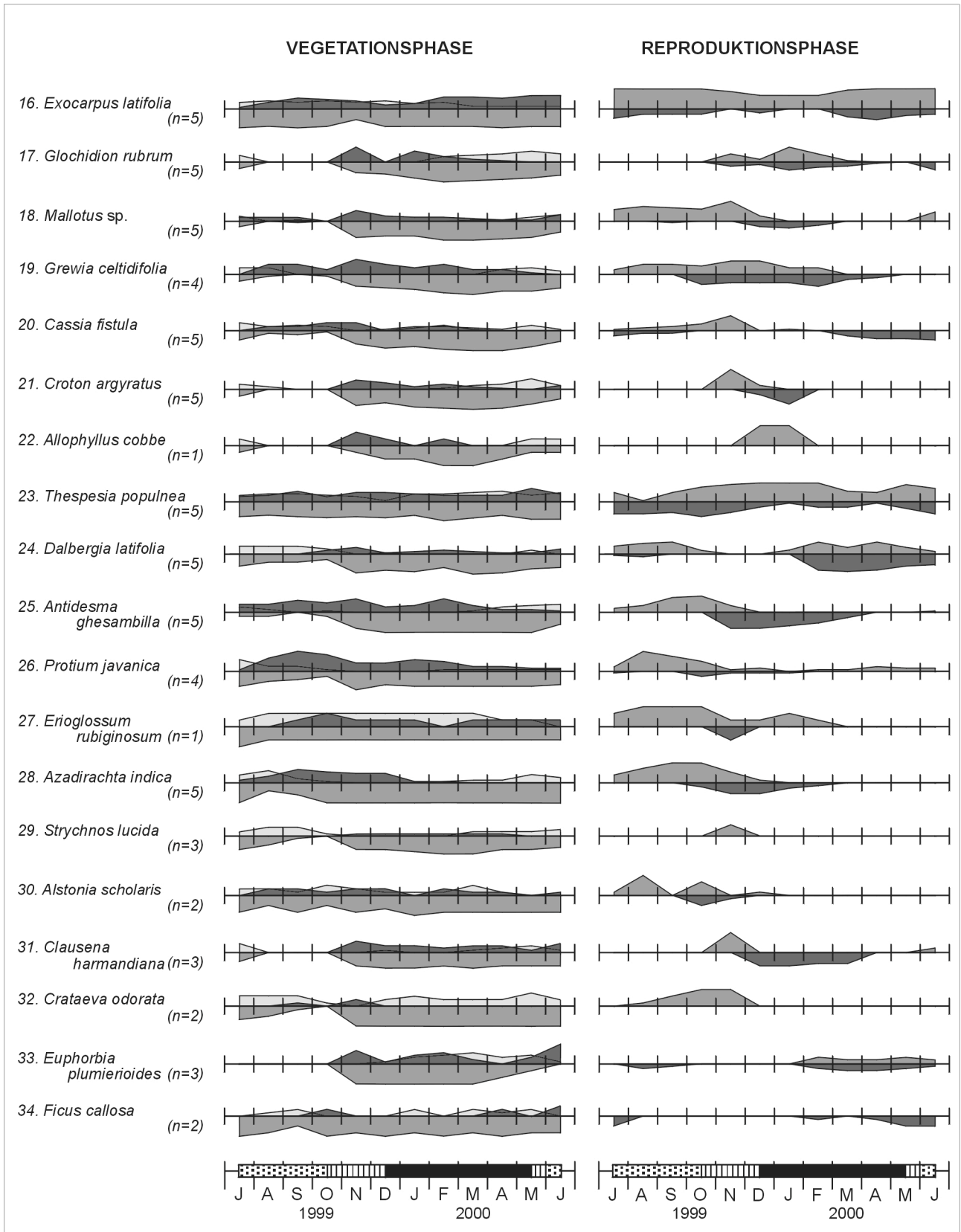
## Gruppe B: August 1999 - Juni 2000

Monat	scans	IAE	IAE-E	Tag	Datum	Zeit	scans	IAE	IAE-E
Aug 99	322	1310	1310	1	27.08.1999	07:00-17:30	59	159	159
				2	28.08.1999	07:00-17:50	66	275	275
				3	29.08.1999	06:40-17:50	67	299	299
				4	30.08.1999	06:50-17:50	66	310	310
				5	31.08.1999	07:00-17:50	64	267	267
Sep 99	335	1581	1581	1	20.09.1999	07:00-17:50	66	309	309
				2	21.09.1999	06:40-17:50	68	281	281
				3	22.09.1999	06:50-17:50	67	327	327
				4	23.09.1999	06:50-17:50	67	324	324
				5	24.09.1999	06:50-17:50	67	340	340
Okt 99	341	1933	1720	1	18.10.1999	06:40-17:50	68	435	383
				2	19.10.1999	06:30-17:50	69	357	324
				3	20.10.1999	06:30-17:50	69	368	321
				4	21.10.1999	06:50-17:50	67	404	361
				5	22.10.1999	06:40-17:50	68	369	331
Nov 99	327	1897	1897	1	15.11.1999	06:40-17:50	68	369	369
				2	16.11.1999	09:00-17:50	54	308	308
				3	17.11.1999	06:40-17:50	68	435	435
				4	18.11.1999	06:30-17:50	69	379	379
				5	19.11.1999	06:40-17:50	68	406	406
Dez 99	337	1839	1839	1	11.12.1999	06:40-17:50	68	302	302
				2	12.12.1999	07:00-17:50	66	379	379
				3	13.12.1999	06:40-17:50	68	383	383
				4	14.12.1999	06:40-17:50	68	369	369
				5	15.12.1999	06:40-17:50	67	406	406
Jan 00	330	1796	1796	1	17.01.2000	07:00-17:50	65	324	324
				2	18.01.2000	07:00-17:50	66	357	357
				3	19.01.2000	07:00-17:50	66	342	342
				4	20.01.2000	06:50-17:50	67	401	401
				5	21.01.2000	07:00-17:50	66	372	372
Feb 00	331	2020	2020	1	21.02.2000	07:00-17:50	66	384	384
				2	22.02.2000	06:50-17:50	67	439	439
				3	23.02.2000	07:00-17:50	66	386	386
				4	24.02.2000	07:00-17:50	66	410	410
				5	25.02.2000	07:00-17:50	66	401	401
Mrz 00	338	2029	2029	1	20.03.2000	06:40-17:50	68	393	393
				2	21.03.2000	06:50-17:50	67	388	388
				3	22.03.2000	06:40-17:50	68	432	432
				4	23.03.2000	06:40-17:50	68	385	385
				5	24.03.2000	06:50-17:50	67	431	431
Apr 00	340	2026	2026	1	17.04.2000	06:50-17:50	67	413	413
				2	18.04.2000	06:30-17:50	69	371	371
				3	19.04.2000	06:40-17:50	68	439	439
				4	20.04.2000	06:50-17:50	67	339	339
				5	21.04.2000	06:30-17:50	69	464	464
Mai 00	340	2244	2102	1	11.05.2000	06:20-17:50	70	472	472
				2	12.05.2000	06:40-17:50	68	440	434
				3	13.05.2000	06:50-17:50	67	471	420
				4	14.05.2000	06:40-17:50	68	415	370
				5	15.05.2000	06:50-17:50	67	446	406
Jun 00	335	2773	2322	1	14.06.2000	06:40-17:50	68	621	516
				2	15.06.2000	06:50-17:50	67	573	477
				3	16.06.2000	06:50-17:50	67	570	471
				4	17.06.2000	07:00-17:50	66	456	397
				5	18.06.2000	06:50-17:50	67	553	461
11	3676	21448	20642	55			3676	21448	20642

IAE: Individuelle Aktivitätseinheiten aller Gruppenmitglieder

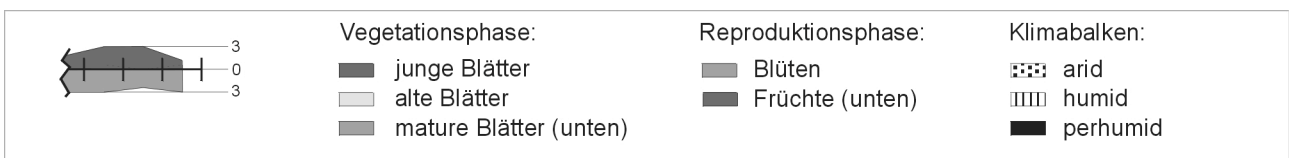
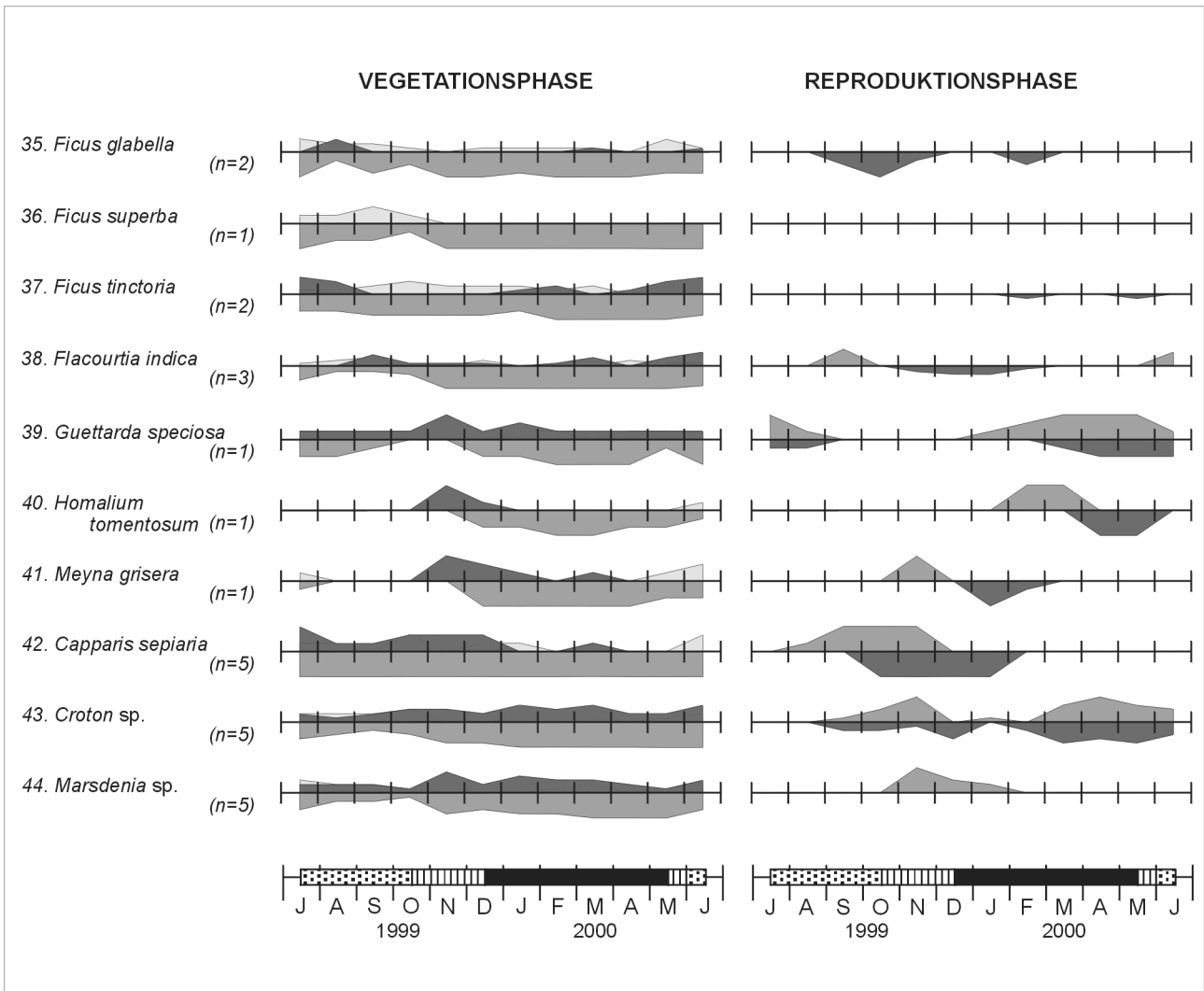
IAE-E: Individuelle Aktivitätseinheiten adulter/subadulter Gruppenmitglieder

**ANHANG IV** Phänophasendiagramme weiterer Pflanzenarten



Fortsetzung...

ANHANG IV Fortsetzung



## ANHANG V Binomiale 95%-Konfidenzintervalle der gewichteten bzw. ungewichteten Datensätze der neun Verhaltenskategorien von Gruppe A und Gruppe B

### Berechnung:

Für jede Gruppe wurde zunächst eine Zufallsstichprobe ermittelt, die als Datenbasis für die Berechnung der gewichteten bzw. ungewichteten Binomialen 95%-Konfidenzintervalle (SOKAL & ROHLF 1995; ROHLF & SOKAL 1995: Tabelle P) der neun Verhaltenskategorien herangezogen werden sollte. Dazu wurden per Losverfahren zwei 'scan-sampling'-Tage eines ebenfalls per Losentscheid bestimmten Monats gewählt; für Gruppe A ergaben sich der 05. und 08.10.99, für Gruppe B der 17. und 21.01.00. Die an beiden Tagen erhobenen Datensätze (nur die der Adulttiere) wurden zusammengefasst und jeweils der prozentuale Anteil der neun Verhaltenskategorien 'Nahrungsaufnahme', 'Ruhen', 'Umhersehen', 'Fortbewegung', 'Beobachten', 'Soziale Interaktionen', 'Scannen', 'Vokalisation' und 'Sonstiges' berechnet; und zwar einmal basierend auf den Rohdaten (ungewichteter Datensatz) und einmal auf der Anzahl der gewichteten Individuellen Aktivitätseinheiten (gewichteter Datensatz). Für die gewichteten und ungewichteten Prozentwerte wurden anschließend anhand Tabelle P von ROHLF & SOKAL (1995) die oberen und unteren Vertrauensgrenzen der 95%-Konfidenzintervalle ermittelt. Sowohl bei Gruppe A als auch bei Gruppe B lagen die Intervalle der ungewichteten Daten aller Kategorien innerhalb des Konfidenzintervalls der entsprechend gewichteten Daten. Die Ergebnisse sind den Tabellen 1 und 2 sowie den Abbildungen 1 und 2 zu entnehmen.

Tab 1: Gruppe A: Untere (L1) und obere (L2) Vertrauensgrenzen des Binomialen 95%-Konfidenzintervalls der gewichteten bzw. ungewichteten Datensätze. Datenbasis: Gesamtheit der am 05. und 08.10.99 erhobenen Individuellen Aktivitätseinheiten aller Adulttiere. N(gewichtet) = 135 IAE, N(ungewichtet) = 538 IAE. n: Anzahl der IAE in der jeweiligen Verhaltenskategorie. %: Prozentualer Anteil der jeweiligen Verhaltenskategorie am Gesamtbudget.

	Nahrung		Ruhen		Umhersehen		Fortbeweg.		Beobachten		Sozialverh.		Scannen		Vokalisation		Sonstiges	
	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.
n	40,22	183	43,14	155	25,11	103	12,98	43	8,86	32	1,87	9	1,71	8	0,25	2	0,88	3
%	29,79	34,01	31,96	28,81	18,60	19,14	9,61	7,99	6,56	5,95	1,38	1,67	1,27	1,49	0,18	0,37	0,65	0,56
L1	22,54	30,03	24,37	25,22	12,88	15,80	5,58	5,90	3,39	4,18	0,07	1,09	0,07	0,34	0,00	0,00	0,07	0,34
L2	38,37	38,14	40,44	33,01	26,54	22,55	16,27	10,58	12,64	8,32	4,48	3,48	4,48	2,25	2,19	0,56	4,48	2,25

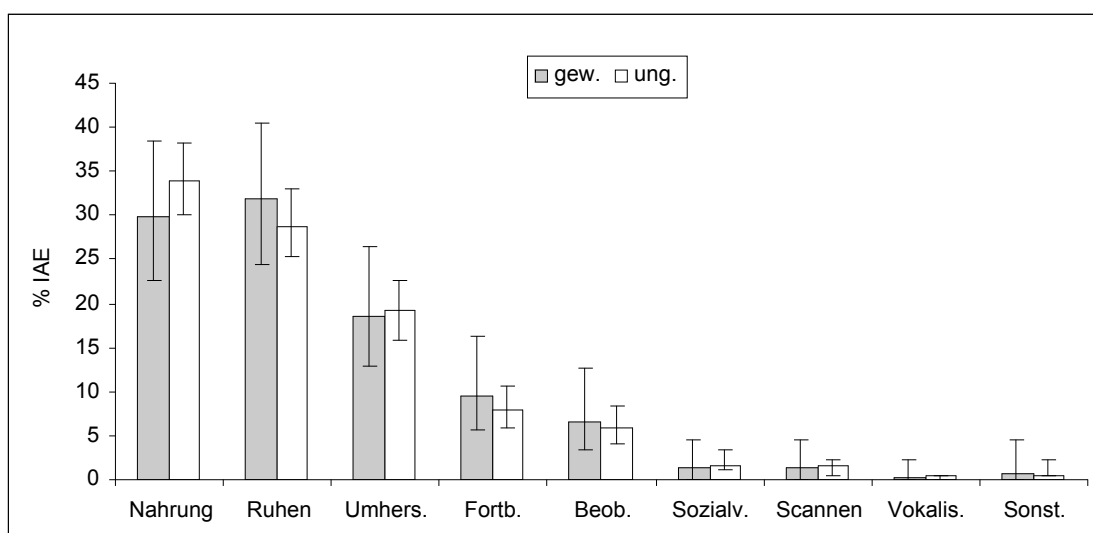


Abb. 1: Gruppe A: Prozentualer Anteil der neun Verhaltenskategorien am Gesamtbudget N(gewichtet) = 135 IAE, N(ungewichtet) = 538 IAE. □ 95%-Konfidenzintervall mit jeweils unterer und oberer Vertrauensgrenze.

**ANHANG V** Fortsetzung

Tab 2: Gruppe B: Untere (L1) und obere (L2) Vertrauensgrenzen des Binomialen 95%-Konfidenzintervalls der gewichteten bzw. ungewichteten Datensätze. Datenbasis: Gesamtheit der am 17. und 21.01.00 erhobenen Individuellen Aktivitätseinheiten aller Adulttiere. N(gewichtet) = 131 IAE, N(ungewichtet) = 696 IAE. n: Anzahl der IAE in der jeweiligen Verhaltenskategorie. %: Prozentualer Anteil der jeweiligen Verhaltenskategorie am Gesamtbudget.

	Nahrung		Ruhe		Umhersehen		Fortbeweg.		Beobachten		Sozialverh.		Scannen		Vokalisation		Sonstiges	
	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.	gew.	ung.
n	34,35	167	18,48	118	41,14	210	11,16	55	7,90	42	7,01	41	2,44	14	1,32	7	7,23	42
%	26,22	23,99	14,11	16,95	31,40	30,17	8,52	7,90	6,03	6,03	5,35	5,89	1,86	2,01	1,01	1,01	5,52	6,03
L1	18,85	20,93	8,66	14,33	23,34	26,66	4,80	6,15	2,68	4,40	2,01	4,40	0,39	1,19	0,07	0,41	2,68	4,40
L2	34,27	27,82	21,05	20,41	39,54	34,05	15,18	10,58	11,47	8,32	10,21	8,32	6,09	3,48	4,56	2,25	11,47	8,32

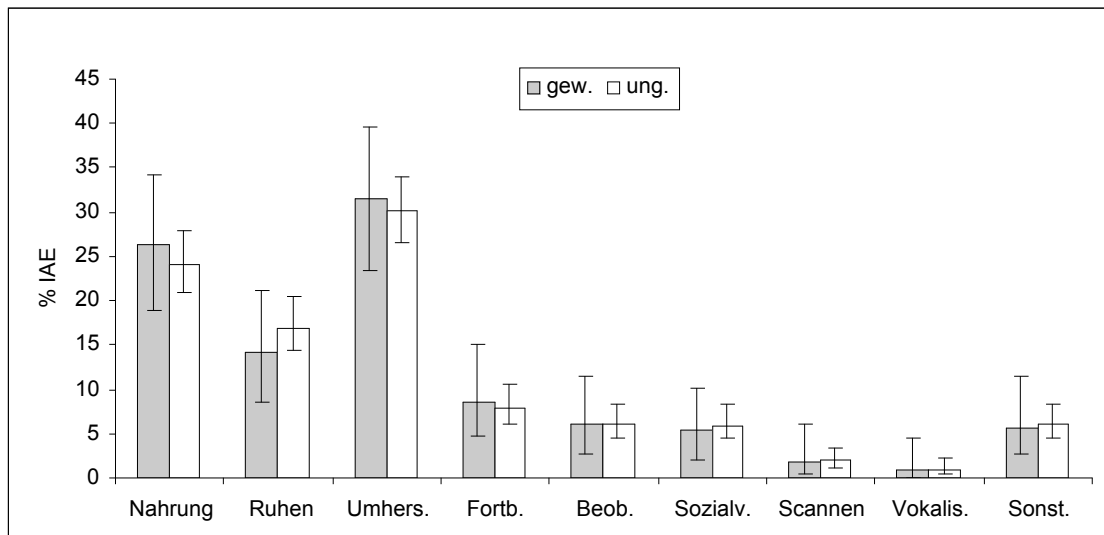


Abb. 2: Gruppe B: Prozentualer Anteil der neun Verhaltenskategorien am Gesamtbudget N(gewichtet) = 131 IAE, N(ungewichtet) = 696 IAE. □ 95%-Konfidenzintervall mit jeweils unterer und oberer Vertrauensgrenze.



**ANHANG VI** Tagesrhythmen von Gruppe B

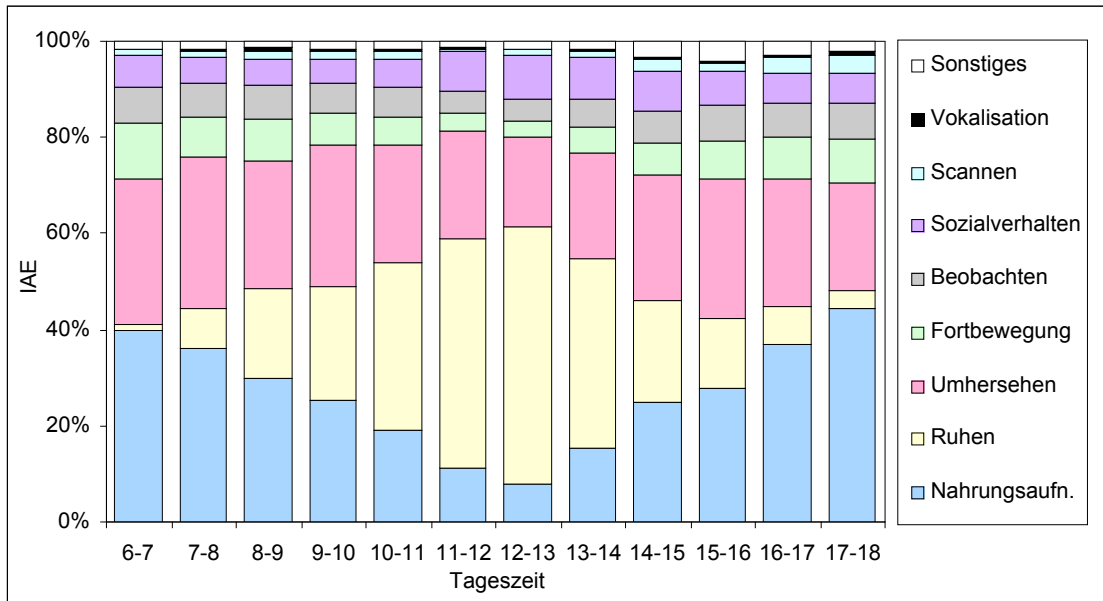


Abb. 3: Tageszeitliche Verteilung der prozentualen Anteile der verschiedenen Aktivitäten am Gesamtbudget von Gruppe B.

# LEBENS LAUF

## Persönliche Daten

Name: Martina Vogt  
Geburtsdatum: 30.01.1971  
Geburtsort: Kelheim  
Eltern: Helmut Vogt  
Maria Vogt, geb. Müller  
Familienstand: ledig

## Schulbildung

1977-1981 Grundschule in Saal an der Donau  
1981-1990 Donau-Gymnasium in Kelheim  
Abschluß: Abitur

## Hochschulbildung

1990-1991 Mathematik- und Chemiestudium (LA Realschule) an der Universität Regensburg  
1991-1994 Biologiestudium (Diplom) an der Universität Erlangen-Nürnberg  
1994-1997 Fortsetzung des Biologiestudiums an der Universität Tübingen  
Abschluß: Diplom  
Titel der Diplomarbeit: "Untersuchungen zum Verhalten von Haubenlanguren (*Trachypithecus auratus*) im Zoologischen Garten Wilhelma", angefertigt bei Prof. Dr. W. Maier, Lehrstuhl Spezielle Zoologie, Universität Tübingen

## Promotion

1998-2003 Titel der Dissertation: "Freilanduntersuchungen zur Ökologie und zum Verhalten von *Trachypithecus auratus kohlbruggei* (Haubenlanguren) im West-Bali-Nationalpark, Indonesien", bei Prof. Dr. W. Maier, Lehrstuhl Spezielle Zoologie, Universität Tübingen  
Finanzierung der Promotion durch ein Promotionsstipendium der Landesgraduiertenförderung Baden-Württemberg sowie durch Zuschüsse der EMILIE-PORZER-STIFTUNG, PRIMATE CONSERVATION INC., des CHRISTIAN-VOGEL-FONDS der Gesellschaft für Primatologie und des Lehrstuhls Spezielle Zoologie der Universität Tübingen.  
07/97-07/98 Planung des Promotionsvorhabens und Vorbereitung des Auslandsaufenthaltes in Indonesien: zweimonatige Erkundungsreise nach Indonesien, Knüpfen erster Kontakte zu dortigen Wissenschaftlern und Forschungseinrichtungen, Organisation von Zuschüssen.  
08/98-09/00 Forschungsaufenthalt in Indonesien. Datenaufnahme zur Verhaltensökologie von *Trachypithecus auratus kohlbruggei* im West-Bali-Nationalpark.  
10/00 Rückkehr nach Deutschland  
11/00-10/03 Übertragung der im Freiland erhobenen Daten in den PC, Datenauswertung und Anfertigung der Dissertation. WS 01/02 und 02/03 Betreuung des von Prof. Dr. W. Maier geleiteten Seminars "Biologie der Primaten".

Im Selbstverlag herausgegeben von:

Martina Vogt  
Ebertstr. 35  
72072 Tübingen