

DIE VOGELWARTE

BERICHTE AUS DEM ARBEITSGEBIET DER VOGELWARTEN

Fortsetzung von: DER VOGELZUG, Berichte über Vogelzugforschung und Vogelberingung

BAND 28

HEFT 4

DEZEMBER 1976

Die Vogelwarte 28, 1976: 245–257

Aus dem Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg/L.

Inselndialekte in den Alarmrufen von Weißbart- und Samtkopfgrasmücke (*Sylvia cantillans* und *S. melanocephala*)¹⁾

Von H a n s - H e i n e r B e r g m a n n

1. Einleitung

Die vergleichende Untersuchung der Lautäußerungen europäischer Grasmücken der Gattung *Sylvia* ergibt nicht nur in den Gesängen, sondern auch in den Alarmrufen ein erstaunlich hohes Maß an artspezifischen Unterschieden (BERGMANN 1972 und in Vorb.). Dabei sind als Alarmrufe diejenigen Lautäußerungen definiert, welche die Vögel bei Annäherung eines Bodenfeindes, z. B. des menschlichen Beobachters, hervorbringen. Die artspezifischen Merkmale beruhen auf der unterschiedlichen Verwendung langer und kurzer Grundelemente und ihrer Zusammensetzung zu kontinuierlichen bzw. strophenartigen Rufformen. Auch die intraspezifische Variabilität der Alarmrufe ist von Art zu Art verschieden ausgeprägt. So findet man bei der Weißbartgrasmücke *S. cantillans* nur die kontinuierliche und recht monotone Wiederholung von Kurzelementen, bei der Samtkopfgrasmücke *S. melanocephala* eine große Vielfalt von Alarmrufformen (BERGMANN 1972).

Die Gattung *Sylvia* ist anscheinend stark in Evolution begriffen, wie schon die Unsicherheit der Taxonomen über den Status mancher Populationen erkennen läßt (HARTERT 1909, VAURIE 1959). Sie bewohnt mit 18 z. T. nah verwandten Arten weite Teile der Paläarktis. An einer derart umfangreichen Gruppe lassen sich Probleme der Artbildung besonders gut untersuchen. Bei diesem Pozeß der sexuellen Isolierung von Populationen spielen akustische Signale offenbar eine besondere Rolle (MAYR 1967, THIELCKE 1970 a, b). Daher sind Befunde von Interesse, die bei geographisch separierten Populationen einer Art, sozusagen als Vorbedingung möglicher Artbildung, Unterschiede im Lautinventar feststellen. In der vorliegenden Untersuchung werden die Alarmrufe der festländischen Populationen mediterraner Grasmückenarten mit denen von Inselpopulationen verglichen. Dabei stehen *S. cantillans* von Korsika und *S. melanocephala* von Teneriffa (Kanarische Inseln) im Mittelpunkt der Betrachtung.

¹⁾ Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft. — Frau REGINE ECKERT (Marburg) danke ich für technische Assistenz, Frau Dr. ANNE RASA (Marburg) für die Übersetzung der Zusammenfassung, Frau Dr. GISELA BERGMANN und Herrn Dr. G. THIELCKE (Möggingen) für kritische Durchsicht des Manuskripts, den Herren Dipl.-Biol. J. WEISS (Marburg) und Dr. M. SCHUBERT (Bergen/Rügen) für die zur Verfügung gestellten Tonbandaufnahmen.

2. Material und Methode

Die Aufnahmen sammelte ich im April 1972 auf Teneriffa und im September 1974 auf Korsika. Vergleichsmaterial stammt aus verschiedenen Jahren und Jahreszeiten aus Südfrankreich, Spanien, von Formentera (Pityusen) und aus Griechenland. Individuenzahlen (z. T. in langen Serien pro Individuum): Samtkopfgrasmücke: Mittelmeergebiet 22, Teneriffa 6. Brillengrasmücke: Mittelmeergebiet 3, Teneriffa mindestens 4. Weißbartgrasmücke: Südfrankreich 4. Die Alarmrufe der korsischen Weißbartgrasmücke habe ich an 4 verschiedenen Tagen am gleichen Standort bei St. Florent aufgenommen, aber auch anderswo auf der Insel in ihrer unverkennbaren Form gehört. Man vergleiche die Darstellungen anderer Beobachter (LEMAIRE 1973).

Die Tonaufnahmen entstanden mit einem UHER-4000-L-Gerät, dem Mikrofon M 516 bzw. M 517 von UHER und einem Parabolreflektor aus Polyesterharz mit 60 cm Φ (Produktion G. KALDEN, Frankenberg), von 1975 an auch mit dem NAGRA 4.2 und dem Mikrofon MKH 815 T von SENNHEISER. Die Sonogramme wurden am Sonographen 7029-A der Firma KAY ELECTRICS Corp. bei linearen Skalen mit einer Filterweite von 300 Hz und für einen Frequenzbereich von 80–8000 Hz hergestellt.

3. Ergebnisse

3.1. Weißbartgrasmücke *Sylvia cantillans*

Die Weißbartgrasmücke, auch Bartgrasmücke genannt, ist in ihrem südeuropäischen Brutgebiet ein reiner Sommervogel und verbringt als Zugvogel 1. Grades den Winter größtenteils südlich der Sahara (ETCHECOPAR & HUË 1967, MAUERSBERGER & v. VIETINGHOFF-SCHEEL in STRESEMANN, PORTENKO & MAUERSBERGER 1967). Sie bevorzugt als Habitat die hohe Macchie, besonders die Bestände der immergrünen Eichen *Quercus ilex* und *Qu. coccifera*. Sie kommt in weiten Teilen ihres Verbreitungsgebietes gemeinsam mit *S. melanocephala* vor. *S. cantillans* wird in drei Subspecies aufgeteilt:

S. c. cantillans (Pallas): Iberische Halbinsel, Italien, Südfrankreich, Korsika, Sardinien, Sizilien.
S. c. albistriata (Brehm): Balkanhalbinsel, Griechische Inseln, Cypem, ägäische Küste Kleinasiens.

S. c. inornata Tschusi: Atlasländer.

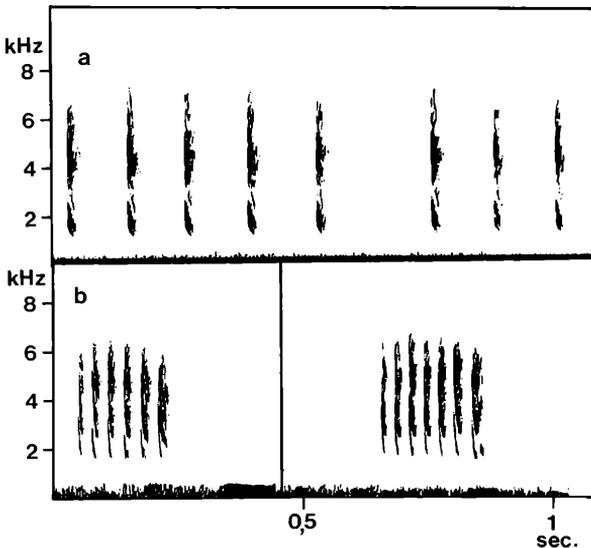


Abb. 1: Alarmrufe der Weißbartgrasmücke *Sylvia cantillans*. a Normalform, kontinuierlich, ohne Strophenbildung, 10. 5. 1975, Aureille, Südfrankreich. b Korsischer Inseldialekt; zwei aufeinander folgende Strophem, 29. 8. 1974, St. Florent, Korsika, diesjähriges Männchen.

3.1.1. Festländische Populationen (*S. c. cantillans*)

Die Alarmrufe der festländischen Weißbartgrasmücken der Nominatform bestehen ausschließlich aus Kurzelementen, die mehr oder weniger rasch aneinandergereiht werden (BERGMANN 1972). Die maximale gemessene Wiederholffrequenz beträgt 8,51 Hz. Obwohl die Intervalle zwischen den Elementen in ihrer zeitlichen Ausdehnung schwanken, kommt es nicht zu einer Strophenbildung wie bei Samtkopfgrasmücke *S. nisoria* oder Brillengrasmücke *S. conspicillata* (vgl. Abb. 4), (BERGMANN 1972 und in Vorb.). Die Ruffolge kann als kontinuierlich gelten und wird oft über lange Zeit fortgesetzt (Abb. 1a).

3.1.2. Korsische Population (*S. c. cantillans*)

Die Alarmrufe der korsischen Weißbartgrasmücken sind schon früher ornithologischen Besuchern der Insel aufgefallen. Nach G. & L. AFFRE (1961) und GUILLOU (1964) hat LEMAIRE (1973) die zutreffendste Beschreibung geliefert und auch auf eine Ähnlichkeit mit den Alarmrufen der Brillengrasmücke hingewiesen. Phonetisch bestehen sie wie bei der Festlandsform aus einem stark geräuschhaft verschmierten System von Formanten, die steil herabgezogen sind. In syntaktischer Hinsicht ist der auffälligste Unterschied die Strophenbildung (Abb. 1b): Eine Serie von Kurzelementen

Tab. 1: Vergleich von Wiederholffrequenz, Elementzahl pro Strophe und Elementdauer in den Alarmrufen der Weißbartgrasmücke *Sylvia cantillans* von Korsika und der Provence (Südfrankreich). Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen sowie Maxima und Minima.

	Wiederholffrequenz [Hz]			Elementzahl d. Str.			Elementdauer [ms]
	$\bar{x} + \sigma$	Max.	Min.	$\bar{x} + \sigma$	Max.	Min.	$\bar{x} + \sigma$
<i>S. cantillans</i> Provence		8.51	→ 0	—	—	—	19.66 ± 2.58 (n = 69)
<i>S. cantillans</i> Korsika	27.8 ± 2.1 (n = 25)	31.5	24.2	8.1 ± 2.5 (n = 27)	3	14	15.5 ± 2.41 (n = 65)

schließt sich zu einem längeren Klanggebilde zusammen. 27 sonographierte Strophen zählen im Mittel 8,1 Elemente. Die Wiederholffrequenz der Elemente erweist sich als viel höher als bei festländischen Weißbartgrasmücken (Tab. 1) Die Intervalle zwischen den einzelnen Kurzelementen sind meist zu Anfang der Strophe kürzer und konstanter als gegen Ende. Die Elementdauer nimmt oft innerhalb der Strophe zu, seltener ab.

Element- und Intervalldauer scheinen hier unabhängig voneinander gesteuert zu werden bzw. zwei verschiedenen Steuerungsmustern folgen zu können. Hiervon unabhängig sind die Elemente im Mittel kürzer als die der festländischen Form (Tab. 1). Der Unterschied der Mittelwerte ist signifikant (t-Test, $p < 0,001$).

Die Rufform der korsischen Weißbartgrasmücke habe ich häufig bei St. Florent im Nordwesten und einmal bei Porto Vecchio im Südosten der Insel gehört. Anderen Beobachtern ist sie an verschiedenen weiteren Stellen der Insel begegnet. Die strophigen Alarmrufe fand ich gelegentlich im Jugendgesang der schlicht gefärbten jungen Männchen eingeflochten. In dieser Situation habe ich auch einmal Alarmrufe vom Typ der festländischen Weißbartgrasmücke registriert, möglicherweise aber als Imitation anderer Arten, wie der nahebei vorkommenden Mönchgrasmücke *S. atricapilla*. Ob Sardinien oder andere Mittelmeerinseln zum Dialektgebiet der korsischen Weißbartgrasmücke gehören, muß noch untersucht werden. Bei festländischen Weißbartgrasmücken ist mir die korsische Rufform weder in Südfrankreich noch in Spanien jemals aufgefallen.

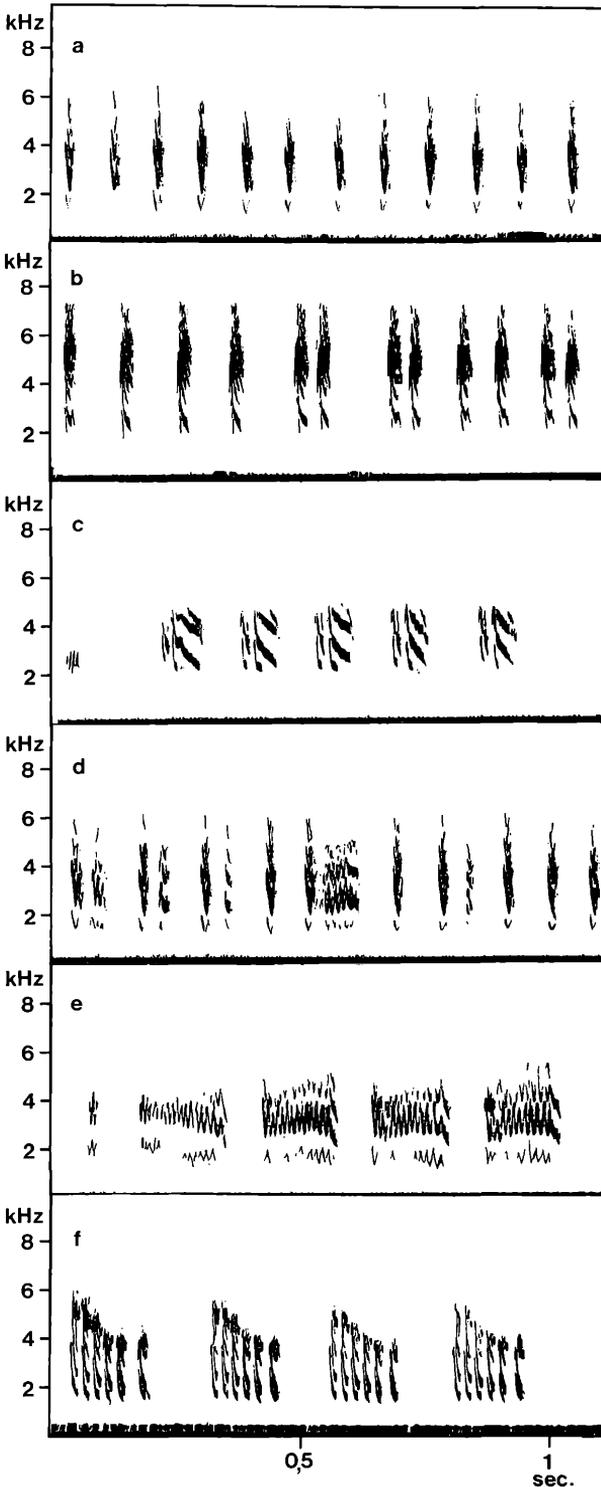


Abb. 2: Alarmrufe der Samtkopfigrasmücke (*Sylvia melanocephala melanocephala*). a Intensivalarm am Nest, 17. 6. 1970, Les Baux, Südf frankreich. b Strophiger Alarm mit Silbenbildung, 11. 9. 1967, Antikyra Griechenland. c Modifizierter Strophenalarm mit vorgemäßigtem Flugruf, 18. 6. 1970, Les Baux, Südf frankreich. d Kontinuierlicher Intensivalarm am Nest mit eingestreuten Längenelementen, 17. 6. 1970, Les Baux, Südf frankreich. e Intensivalarm aus Längenelementen, stark frequenzmoduliert, 17. 6. 1970, Les Baux, Südf frankreich. f Strophiger Alarm mit ausgeprägter Silbenbildung aus Kurzelementen, 27. 3. 1971, Aznalcazar, Andalusien, Spanien.

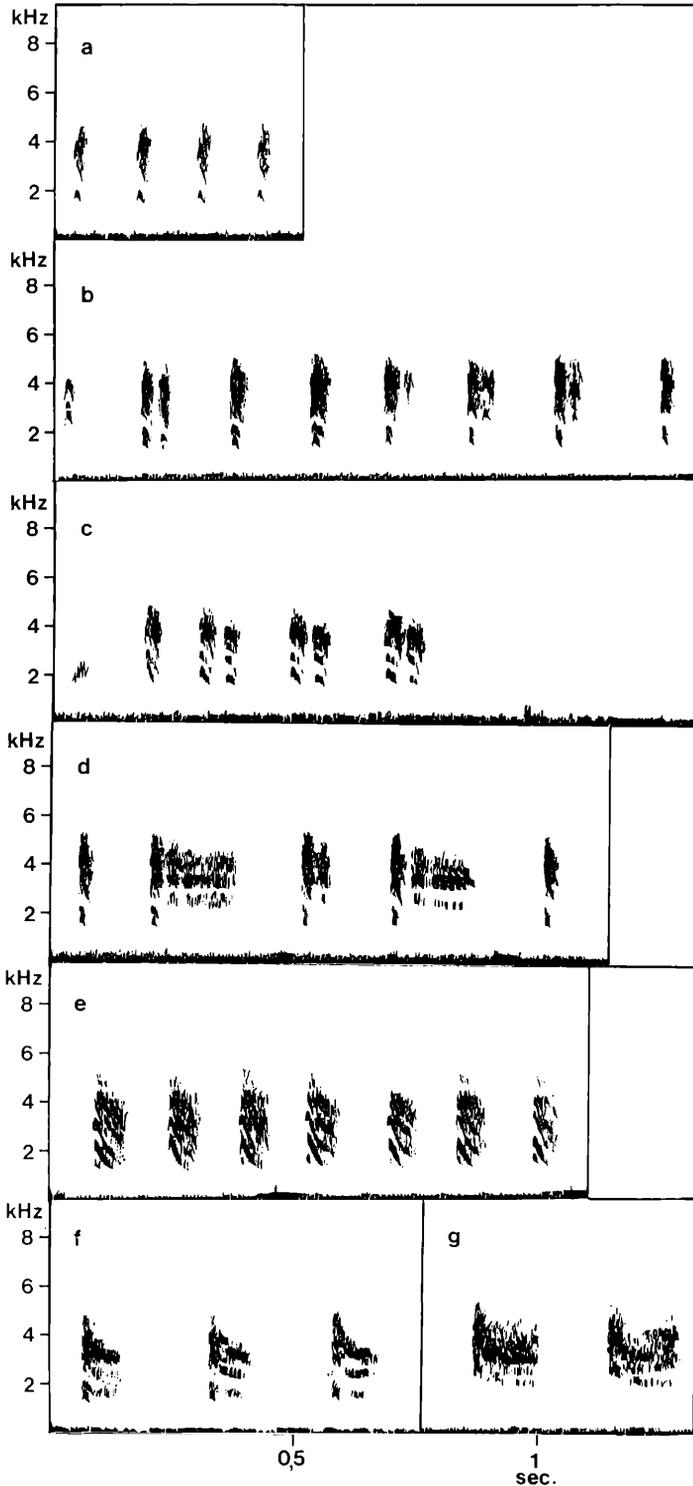


Abb. 3: Alarmrufe der Samkopfgrasmücke von Teneriffa (*Sylvia melanocephala leucogastra*).
 a Intensivform aus Kurzelementen, kontinuierlich, 18. 4. 1972, Erjos, Teneriffa. b Kontinuierlicher Alarm mit Silbenbildung, 24. 4. 1972, Punta del Hidalgo, Teneriffa.
 c Strophiger Alarm aus Kurzelementen mit Silbenbildung; vorgesetzter Flugruf, 24. 4. 1972, d Kontinuierlicher Alarm mit eingestreuten Langelementen, 24. 4. 1972, Punta del Hidalgo, Teneriffa. e Kontinuierlicher Alarm aus Zwischenformen zwischen Kurz- und Langelementen, 17. 4. 1972, Erjos, Teneriffa. f Gereichte Langelemente, 17. 4. 1972, Erjos, Teneriffa. g Gereichte Langelemente ähnlich Provencegrasmücke *S. undata*, 18. 4. 1972, Erjos, Teneriffa.

3.2. S a m t k o p f g r a s m ü c k e *Sylvia melanocephala*

Diese im männlichen Geschlecht kräftig schwarz-weiß gezeichnete Art ist ein charakteristischer Bewohner mediterraner Macchie, der in weiten Teilen seines Verbreitungsgebietes auch überwintert. Seine Habitatsprüche überschneiden sich vielfach mit denen der Weißbartgrasmücke, sind aber verschieden von denen der teilweise sympatrisch lebenden Provencegrasmücke *S. undata* und Brillengrasmücke, die sich auf niedrigere Vegetationsformen zurückgezogen haben (BLONDEL 1969, BERGMANN, in Vorb.). *S. melanocephala* gilt als nah verwandt mit der östlichen Tamariskengrasmücke *S. mystacea* sowie mit der auf Zypern endemischen Schuppengrasmücke *S. melanothorax* (vgl. v. VIETINGHOFF-SCHEEL in STRESEMANN, PORTENKO und MAUERSBERGER 1967). Die subspezifische Gliederung der Art, meist nach Färbungsmerkmalen durchgeführt, ist strittig. Die uns interessierenden Populationen in Griechenland, Südfrankreich, Korsika, auf den Balearen, in Spanien und auf den Kanarischen Inseln werden von VIETINGHOFF-SCHEEL sämtlich zur Nominatform gerechnet. HARTERT (1909) trennt die Populationen der westlichen Kanarischen Inseln (Teneriffa, Gran Canaria, Hierro, Palma) als *S. m. leucogastra* (Ledru) ab. Diese Einteilung hat VAURIE (1959) nicht übernommen. Anscheinend wurden die Kanarischen Inseln erst relativ spät, d. h. im Quartär, von Afrika oder Spanien her durch die Art besiedelt (v. VIETINGHOFF-SCHEEL l. c.).

3.2.1. Festländische Populationen (*S. m. melanocephala*)

Die Formenvielfalt in den Alarmrufen wurde schon früher analysiert (BERGMANN 1972). Die wichtigsten Rufformen sind nochmals in Abb. 2 zusammengestellt.

3.2.2. Die Population Teneriffas (*S. m. leucogastra*)

Die Samtkopfgasmücken Teneriffas weisen annähernd die gleiche Vielgestaltigkeit in den Alarmrufen auf wie ihre mediterranen Artgenossen. Auch hier gibt es die rasch gereihten Kurzelemente als Intensivform (Abb. 3a). Manchmal sind solche Kurzelemente zu silbenartigen Gebilden zusammengefaßt (Abb. 3b, c). In Serien von Kurzelementen können Langelemente eingeschoben werden, denen ein Kurzelement direkt vorgesetzt ist (Abb. 3a). Man findet ebenfalls gereichte Langelemente, die jeweils mit einer kurzelementähnlichen Struktur beginnen (Abb. 3 f, g). Es gibt Übergänge zwischen Kurz- und Langelementen (Abb. 3 e). Man hört kontinuierliche neben strophigen Alarmrufformen. Sämtliche Varianten erstrecken sich über weite Frequenzbereiche und sind geräuschhaft.

Vergleicht man die Kurzelemente, so wirken die der Teneriffa-Form plump. Sie konzentrieren sich auf etwas niedrigere Frequenzbereiche und sind zeitlich länger als die der festländischen Populationen (vgl. Tab. 2). Der Unterschied zwischen den Mit-

Tab. 2: Vergleich der Dauer von Kurzelementen bei der Samtkopfgasmücke *Sylvia melanocephala* aus verschiedenen geographischen Regionen.

Geographische Region	Dauer [ms]		n
	Mittelwert	Standardabweichung	
Griechenland	24.05	± 4.38	97
Spanien	24.51	± 3.19	71
Formentera	22.03	± 3.52	44
Südfrankreich	21.06	± 1.90	94
Teneriffa	28.66	± 6.95	27

telwerten für die Dauer der Kurzelemente von Südfrankreich und Teneriffa ist hochsignifikant (t-Test, $p < 0.001$). Während die Formanten in den Kurzelementen der Festlandsform vorwiegend steil abfallen oder v-förmig gestaltet sind, setzt sich auf Teneriffa eine asymmetrisch dachförmige Gestalt durch. Dies ist besonders in den unteren Frequenzbereichen gut erkennbar (Abb. 3 a–d). Sowohl Kurz- als auch Langelemente erscheinen bei den Vögeln von Teneriffa stärker verrauscht. Die Formanten

lassen sich in den oberen Frequenzbereichen des Sonagramms nicht so gut erkennen wie bei den festländischen Populationen. Für das menschliche Gehör klingen die Alarmrufe der Teneriffa-Samtkopfgasmücken mehr nasal und rätschend. Sie erinnern dadurch auffällig an die Alarmrufe der auf Teneriffa fehlenden Provencegrasmücke (vgl. BERGMANN 1972). Dieses phonetische Merkmal durchsetzt das ganze Alarmrufrepertoire der Inselpopulation bis hin zu den Kurzelementen. Dagegen scheinen Reihungen von Kurzelementen zu vielgliedrigen Silben und die grobe, rauh klingende Frequenzmodulation der Langlelemente zu fehlen (vgl. Abb. 2e).

3.3. Brillengrasmücke *Sylvia conspicillata*

Als Gegenstück zu den dargestellten geographischen Varianzen soll an einem Beispiel die Konstanz von Alarmrufen bei ähnlich separierten Populationen gezeigt werden.

Die Brillengrasmücke ist die ökologisch am meisten spezialisierte europäische Grasmücke. Sie bewohnt niedriges Gestrüpp oberhalb der Waldgrenze (Spanien) oder in der Küstenebene Halophytenbestände wie die Salicornieten der Camargue. Sie lebt aber auch noch in steppen- oder halbwüstenartigen Regionen mit sehr schütterem Bewuchs, wo ihr keine andere Grasmücke Konkurrenz macht (vgl. v. VIETINGHOFF-SCHEEL 1967). Von der Nominatform, die das Mittelmeergebiet bis zum nahen Osten hin besiedelt, werden wegen ihrer kräftigeren Färbung die Populationen von Madeira, den Kanarischen Inseln und den Kapverden als *S. c. orbitalis* WAHLBERG 1854 bzw. *S. c. bella* Tschusi 1901 abgetrennt (VAURIE 1959). Während die Populationen im nördlichen Mittelmeergebiet anscheinend größtenteils im Herbst abziehen, sind die der Atlantischen Inseln ganzjährig seßhaft (v. VIETINGHOFF-SCHEEL in STRESEMANN, PORTENKO und MAUERSBERGER 1967).

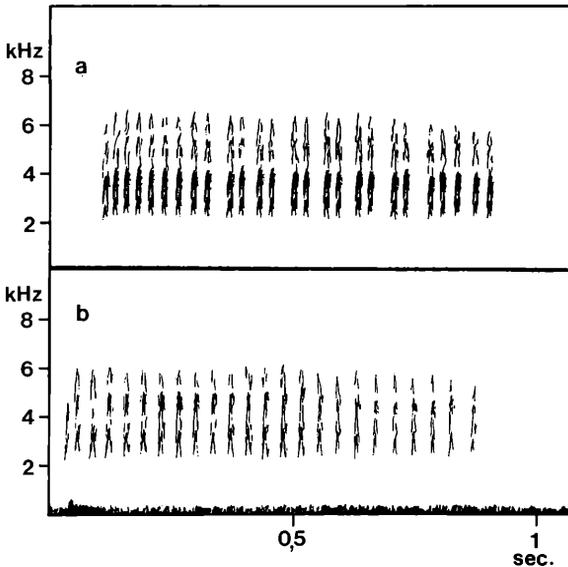


Abb. 4: Alarmrufe der Brillengrasmücke *Sylvia conspicillata*. a Alarmstrophe mit andeuterter Silbenbildung, *S. c. conspicillata*, 17. 6. 1970, Camargue, Südfrankreich. b Alarmstrophe ohne Silbenbildung, *S. c. bella*, 7. 4. 1972, Playa de las Americas, Teneriffa.

Die Alarmrufe der Brillengrasmücken bestehen sowohl auf dem Festland als auch auf Teneriffa aus einer stropfenartigen Sequenz von rasch aneinandergereihten Kurzelementen. Die Zahl der Elemente pro Strophe und damit die Dauer der Strophe sind stark variabel und von der Handlungsbereitschaft abhängig. Hieraus erklären sich die in Tabelle 3 auftretenden Unterschiede. Die Dauer der Kurzelemente und die Wieder-

holfrequenzen haben in der festländischen und der Insepopulation sehr ähnliche Werte.

Die Wiederholfrequenzen sind im allgemeinen am Strophenbeginn am höchsten und nehmen später ein wenig ab. Die Elemente erscheinen alle sehr gleichförmig, nur das erste Element einer Strophe liegt im Frequenzschwerpunkt und in seinen Frequenzgrenzen etwas niedriger als die folgenden. Dies gilt ebenso für Teneriffa-Vögel wie für die festländische Form. Desgleichen findet man bei beiden Rassen fakultative Silbenbildung, bevorzugt aus zwei Elementen bestehend (Abb. 4 a). Die erkennbaren Formanten sind in beiden Populationen spitz dachförmig.

Tab. 3: Elementzahl, Strophendauer, Kurzelementdauer und Wiederholfrequenz in den Alarmrufstropfen der Brillengrasmücke *Sylvia conspicillata*.

Geogr. Region	Zahl der Elemente pro Strophe				Dauer der Strophe [ms]				n	Dauer [ms] Kurzelem.	n	Wiederhol- frequ. [Hz]
	Mittelw.	Standardabw.	Min.	Max.	Mittelw.	Standardabw.	Min.	Max.				
Festland (Spanien, Provence)	23.9	± 9.1	9	39	862	± 256.3	413	1502	27	15.7 ± 1.5	80	28.3
Teneriffa	16.05	± 6.5	8	31	538	± 271.5	174	1255	20	17.6 ± 2.1	130	29.8

4. Diskussion

Geographische Variation von Lautäußerungen innerhalb einer Vogelart ist nichts Unbekanntes. Lautäußerungen können grundsätzlich ebenso regional variieren wie morphologische und biochemische Merkmale. Bei den Singvögeln kennen wir das Phänomen vor allem von den strukturenreichen Motivgesängen. Die bekanntesten Beispiele stellen der Zilpzalp *Phylloscopus collybita* (THIELCKE & LINSENMAIR 1963) und der Gartenbaumläufer *Certhia brachydactyla* (THIELCKE 1965) dar. Regionale Gesangsdialekte sind uns auch beim Buchfinken *Fringilla coelebs* (CONRADS 1966), beim Ortolan *Emberiza hortulana* (CONRADS & CONRADS 1971), bei der Goldammer *E. citrinella* (KAISER 1965) und der Rotdrossel *Turdus iliacus* (BJERKE 1974) bekannt, um nur einige näher untersuchte Beispiele zu nennen. BAKER (1974) fand bei *Zonotrichia leucophrys* in verschiedenen Dialektgebieten Kaliforniens meßbare genetische Unterschiede im Proteinmuster. U. SEIBT (1975) hat Dialektbildung im Klappergesang der Baumklapperlerche *Mirafra cinnamomea* nachgewiesen, der mit den Flügeln im Flug erzeugt wird. Unter den Grasmücken der Gattung *Sylvia* singt die östliche Orpheusgrasmücke *S. hortensis crassirostris* weit variations- und imitationsreichere Motivgesangsstrophen als die westliche Nominatform (ROCHÉ o.J., Plattenveröffentlichung). Bestimmte Populationen der Mönchsgrasmücke weichen durch eine monotone Leierstrophe vom üblichen Motivgesang ab (MÖRIKE 1953, SAUER 1955).

Hingegen ist über Dialektbildung bei den Rufen der Vögel wenig bekannt. Nach THIELCKE (1969, 1970 a) wechseln die Regenrufe (Rülschen) des Buchfinken oftmals in nah benachbarten Populationen und bilden ein kleinräumiges Mosaikmuster. Auch bei einigen Säugetieren ist geographische Variation von Lautäußerungen festgestellt worden, und zwar bezeichnenderweise bei solchen Lauten, die an aggressive Handlungsbereitschaft gekoppelt sind bzw. der Markierung von Revieren dienen. Beispiele dafür sind der Seeelefant *Mirounga angustirostris* (LEBOEUF & PETERSON 1969, LEBOEUF & PETRINOVICH 1974), das Totenkopffäffchen *Saimiri sciureus* (WINTER 1969), und der Pfeifhase *Ochotona princeps* (SOMERS 1973).

In der vorliegenden Studie sind die Alarmrufe von Insepopulationen dreier Grasmückenarten mit denjenigen der festländischen Formen verglichen worden. Für die Weißbartgrasmücke und die Samtkopfgrasmücke ergaben sich dabei abweichende

Eigenschaften, für die Brillengrasmücke nicht. Die Abweichungen der Inselformationen beziehen sich auf unterschiedliche Eigenschaften in den Alarmrufen.

Bei der Weißbartgrasmücke fanden wir eine auffällige syntaktische Änderung: Die Kurzelemente, die von den festländischen Artgenossen mehr oder weniger regelmäßig und monoton über längere Zeit gereiht werden und in dieser Form einen Grundtyp von Grasmückenalarm darstellen, sind auf Korsika zu klar abgegrenzten und kurzen strophigen Einheiten zusammengefaßt. Der Alarm erscheint nicht mehr kontinuierlich. Die einzelnen Elemente haben sich dabei gegenüber der Vergleichsform vom Festland kaum geändert. Wenn sie ein wenig kürzer geworden sind, so ist das als unmittelbare Folge ihrer dichteren Reihung aufzufassen.

Anders verhält es sich bei der Samtkopfgasmücke. Hier hat sich in der Syntax keine besondere Veränderung des vielfältigen Repertoires ergeben. Nahezu alle Varianten waren auf Teneriffa nachzuweisen. Jedoch ergibt sich in einem phonetischen Merkmal eine durchgängige Abweichung: Alle Elemente weisen für das Gehör einen nasal rätschenden Klang auf, der sich im Sonagramm als geräuschhafte Auflösung der Formanten darstellt. Die Kurzelemente sind, möglicherweise im Zusammenhang damit, verlängert. Die Langelemente nehmen anscheinend einen größeren Raum im Repertoire ein als bei den Verwandten auf dem Festland (Abb. 3 e-g). Dagegen ließ sich bei der Brillengrasmücke eine Differenzierung nicht sichern, obwohl sich ihre kanarischen Populationen in morphologischen Merkmalen (und auch im Zugverhalten) soweit unterscheiden, daß sie subspezifisch abgetrennt werden können.

Fragen wir nach den Informationsquellen für die Inseldialekte, so besteht in beiden untersuchten Fällen die Möglichkeit, daß die abweichenden Merkmale der Inselformation tradiert werden, d. h. von jedem Individuum gelernt werden müssen. Ebenso ist es denkbar, daß sie vollständig genetisch fixiert sind. Allerdings setzt ein Lernen gerade im Bereich der Rufe eine strukturierte, genetisch fixierte Prädisposition voraus. Solange Analysen durch vorbildfreie Aufzucht, Kreuzungs- und Lernexperiment fehlen, läßt sich die Natur der Informationsquellen nicht bestimmen.

Wäre eine genetische Fixierung nachzuweisen, so stellt sich die Frage, unter welchen kausalen Bedingungen sich die Unterschiede entwickelt haben könnten. Man denkt zunächst an verschiedene Formen von Selektionsdruck. Hierfür kommen weniger abiotische (wie z. B. klimatische) Faktoren in Betracht. Ebenso kann man die akustischen Eigenschaften der Vegetation ausscheiden, da die Habitate hierin nicht vom Festland verschieden sind. Auch der Feinddruck kann kaum als wirksames Agens für die vorliegenden Typen von Signaldifferenzen angenommen werden. Als selektierender Faktorenkomplex scheint das akustische Milieu in den Lebensgemeinschaften möglich. Innerartliche Kommunikation muß in der Regel Störungen durch Verwechslung mit artfremden Signalen aus dem Wege gehen. Andererseits kann bei Fehlen von Konkurrenten die für das Empfangs- und Sendesystem der Art optimale Signalform gewählt werden. Dabei fragt es sich, ob Alarmrufe des hier behandelten Typs überhaupt diesen Notwendigkeiten unterliegen oder ob es nicht sogar für die Arten einer Biozönose von Vorteil ist, interspezifisch verständliche Alarmrufsysteme auszubilden wie im Falle der Luftfeindalarmrufe (MARLER 1957). Vergleicht man die Alarmrufe vier sympatrischer mediterraner Grasmückenarten miteinander (BERGMANN 1972), so fällt die starke artspezifische Differenzierung auf, die mindestens das Ausmaß dessen erreicht, was mit anderen Mitteln im Bereich der Zeichnung und Färbung bewirkt wird. In beiden Merkmalsklassen denkt man an artspezifische Signal- kontrastierung. Für die Alarmrufe gibt das einen Hinweis darauf, daß ihre Bezeichnung nicht alle Funktionen abdeckt. Auch für den geographisch variablen Rültschruf des Buchfinken, der an das gleiche Hormonniveau wie der Gesang gekoppelt ist, wird eine funktionelle Beziehung zum Motivgesang vermutet (THIELCKE 1970 a). Da andererseits bei den verschiedenen Grasmückenarten die Alarmrufe aus zwei äh-

lichen Grundelementen aufgebaut sind, liegt die Vorstellung von Kompromißlösungen zwischen artspezifischer und interspezifischer Wirksamkeit nahe.

Wenn wir das akustische Milieu für die beiden insularen Grasmückenpopulationen prüfen, so ergibt sich folgendes: Auf Teneriffa fehlen im Unterschied zum spanisch-französischen Festland neben der Samtkopfgrasmücke die Provence- und die Weißbartgrasmücke. Hier könnte die Samtkopfgrasmücke Rufqualitäten verwenden, die ihr auf dem Festland nicht zur Verfügung stehen. Tatsächlich scheint eine Ähnlichkeit zwischen den Samtkopfgrasmückenrufen auf Teneriffa und den Provencegrasmücken-Alarmrufen vorhanden zu sein. Für die korsische Weißbartgrasmücke ergibt sich eine solche Deutungsmöglichkeit nicht. Immerhin gewinnt sie gegenüber der monotonen Ausgangsform einen höheren Grad an Formalisierung und damit wahrscheinlich auch einen höheren Informationsgehalt in ihren Alarmrufen.

Es ist sicher kein Zufall, daß variante Lautäußerungen auf Inseln entdeckt werden. Ozeanische Inseln spielen ebenso wie kontinentale Vegetationsinseln und alle inselartig begrenzten biologischen Räume eine Rolle als Laboratorien der Evolution (CARLQUIST 1974, MACARTHUR & WILSON 1967). Schon Ch. DARWIN (1859) hat diese Bedeutung von Inseln erkannt und aus Beobachtungen z. B. auf dem Galapagos-Archipel wichtige Belege für die Evolutionstheorie gewonnen. Infolge ihrer räumlichen Trennung (Separation) von Festlandspopulationen, der geänderten ökologischen Bedingungen und auch ihrer geringeren Größe neigen die Populationen kleinerer Inseln dazu, in der Phylogenese eigene Weg zu gehen und Sondermerkmale zu entwickeln, in denen sie sich dann von den festländischen Vorfahren unterscheiden. Bei separierten Populationen nicht allzu großer Kopffzahl besteht schon auf Grund eines Zufallmechanismus (genetische Drift) die Möglichkeit, daß sich Genfrequenzen verschieben (WILSON & BOSSERT 1973). Nach dem Gründerprinzip stammen sie von kleinen Gruppen von Kolonisatoren ab, die eine zufällige Auswahl des variablen Genbestandes einer Art repräsentieren. Das kann in der Konsequenz zu Änderungen von Merkmalen führen. Der Prozentsatz der Endemismen, also der für eine Insel spezifischen Formen, schwankt je nach dem Alter der Insel und ihrer Entfernung vom Festland, nach der Ausbreitungs- und Anpassungsfähigkeit der Organismengruppen und auch nach dem betrachteten taxonomischen Niveau außerordentlich. Auf den Kanarischen Inseln findet man unter den höheren Pflanzenspecies 53,3% Endemiten, auf anderen Inseln bis etwa 90% (aus CARLQUIST 1974). Auch für Korsika werden je nach systematischer Gruppe sehr verschiedene Werte angegeben (ANGELIER 1961). Unter den beweglichen Singvögeln fällt der auf die Insel beschränkte Korsenkleiber *Sitta whiteheadi* auf, dessen nächster Verwandter in Kanada lebt; eine ganze Reihe anderer Vogelarten ist in eigenen Subspecies oder Formen vertreten (PARROT 1911), ohne den Status des Korsenkleibers zu erreichen.

Für die Frage der Separation der Populationen einer Art ist der Gesichtspunkt ihrer Beweglichkeit u. U. entscheidend. Daher sollen die hier behandelten Grasmückenarten nach ihren Zugverhältnissen verglichen werden. Die Samtkopfgrasmücke lebt in weiten Teilen ihres Verbreitungsgebietes als Stand- oder bestenfalls als Strichvogel und gehört im nördlichen Grenzbereich ihres Areals zu den durch harte Wintereinbrüche immer wieder geschädigten Arten (TROUCHE 1947, 1948, eigene Beobachtung). Sie scheint teilweise auch Zugbewegungen auszuführen (BLONDEL 1969, WILLIAMSON 1955, v. VIETINGHOFF-SCHEEL 1967, BERTHOLD 1974). Gleichwohl ist aus dieser Situation heraus die Chance gering, daß festländische Samtkopfgrasmücken auf die mittelatlantischen Inseln geraten. Die Kanarenpopulation dürfte darum weitgehend separiert sein. Ähnliches gilt für die Brillengrasmücke. Sie verläßt zwar die nördlichen Teile ihres Brutareals wie die Provence (BLONDEL 1969) und auch Korsika (PARROT 1911) im Winter; die Populationen der Kanarischen Inseln sind aber allem Anschein nach stationär (v. VIETINGHOFF-SCHEEL 1967, BANNERMAN 1963). Die Weiß-

bartgrasmücke gilt nach v. VIETINGHOFF-SCHEEL (1967) als Zugvogel ersten Grades und Weistreckenzieher (vgl. BERTHOLD 1974), der das gesamte Brutgebiet im Winter räumt und die kalte Jahreszeit in der Sahelzone verbringt. Von den ostmediterranen Populationen ist bekannt, daß sie z. T. das Mittelmeer in südlicher Richtung überfliegen. PARROT (1911) kennt die Art von Korsika als reinen Sommergast. Hieraus könnte man ableiten, daß sich die Populationen der Weißbartgrasmücke im Winterquartier leicht und vielfach durchmischen. Das muß aber nicht der Fall sein, wie uns das Beispiel der formenreichen Schafstelze *Motacilla flava* zeigt. Ihre Populationen treffen im Wintergebiet alle aufeinander und suchen dennoch ihre Brutgebiete weitgehend selektiv wieder auf, so daß wahllose introgressive Hybridisation der Subspecies nicht die Regel ist (WILLIAMSON 1955, MAYR 1956). Nimmt man an, daß die französischen Populationen von *S. cantillans* auf dem Landweg über Spanien das Wintergebiet erreichen, die korsisch-sardischen Inselpopulationen aber das Mittelmeer direkt überfliegen, so könnte sich auch im Wintergebiet eine Separation ergeben.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß wir vorerst weder über die Entstehung noch über den Grad der Erblichkeit, den Selektionsvorteil und die ethologische Bedeutung der Inseldialekte bei den Alarmrufen der Grasmücken begründete Vorstellungen gewinnen können. Die Abweichungen sind aber Indikatoren für einen eingeschränkten wenn nicht unterbrochenen Informationsaustausch mit den verglichenen festländischen Schweserpopulationen, sei es im Genfluß oder in der Traditionsvermittlung. Damit ist eine Präadaption für eine sexuelle Isolation und somit die Voraussetzung zur Artbildung geschaffen (vgl. THIELCKE 1970 b).

Zusammenfassung

1) Die korsische Population der Weißbartgrasmücke (*Sylvia cantillans*) unterscheidet sich in den Alarmrufen auffällig und ohne Übergänge von den bekannten festländischen Populationen der gleichen Art. Die festländischen Alarmrufe setzen sich aus kontinuierlich wiederholten Kurzelementen zusammen. Auf Korsika sind die Kurzelemente zu Strophen gereiht, die im Mittel aus 8 Elementen mit hoher Wiederholffrequenz bestehen. Die Elemente werden im Zusammenhang mit der dichten Reihung etwas gekürzt. Phonetisch bleiben sie unverändert.

2) Die auf Teneriffa lebenden Samtkopfgrasmücken (*Sylvia melanocephala leucogastra*) haben ein ebenso vielgestaltiges Alarmrufrepertoire wie ihre das nördliche Mittelmeer besiedelnden Artgenossen. Doch erscheinen die Kurzelemente gedehnt und auf einen niederen Frequenzbereich konzentriert. Sämtliche Rufformen klingen nasal rätschend, was sich auch sonographisch darstellen läßt.

3) Im Gegensatz zu Weißbart- und Samtkopfgrasmücke findet man die Alarmrufstrophen der kanarischen Subspecies der Brillengrasmücke (*Sylvia conspicillata bella*) gegenüber den untersuchten festländischen Vergleichspopulationen unverändert.

4) Es ist nicht bekannt, ob die Inseldialekte bei *S. cantillans* und *S. melanocephala* genetisch fixiert sind. Mögliche Selektionsfaktoren für diesen Fall werden diskutiert.

5) Die Inseldialekte können als Indikatoren für einen unterbrochenen Informationsaustausch mit anderen Populationen im Bestand an Genen bzw. tradierten Lautäußerungen gelten.

Summary

Island dialects in the alarm calls of Subalpine and Sardinian Warbler (*Sylvia cantillans* and *S. melanocephala*, Sylviidae)

1) The alarm calls of the Corsican population of the Subalpine Warbler (*S. cantillans*) show obvious differences to and no overlapping with those of other populations of the same species. In southern France, the alarm call consists of continually repeated short elements. On Corsica, these elements are aligned into strophes, consisting of about 8 elements these having a high repetition rate. Owing to their close arrangement, the elements are somewhat reduced in length but not changed phonetically.

2) The Tenerife Sardinian Warblers (*Sylvia melanocephala leucogastra*) have just as varied an alarm call repertoire as the northern Mediterranean members of the same species. The short elements are, however, lengthened and concentrated at a low frequency level. All calls sound nasal and rattling, this quality being sonographically demonstrable.

3) In contrast to the above species, the alarm calls of the Canary Island subspecies of the Spectacled Warbler (*Sylvia conspicillata bella*) show no change in comparison with conspecific Spanish and French populations studied to date.

4) It is not known whether the island dialects of *Sylvia cantillans* and *S. melanocephala* are genetically fixed. Probable selection factors with respect to this are discussed.

5) The island dialects are indicators of a discontinuous information exchange with other populations, either with regard to the gene pool or vocal traditions.

Literatur

- Affre, G. u. L. (1961): Observations de printemps en Corse. L'Oiseau et R.F.O. 31: 307–320. • Angelier, E. (1961): Le peuplement des Îles Méditerranéennes et le problème de l'insularité. Colloques Internat. du CNRS XCIV, Banyuls 1959, Edition CNRS Paris 1961: 41–47. • Baker, M. Ch. (1974): Genetic structure of two populations of White-crowned Sparrows with different song dialects. Condor 76: 351–356. • Bannerman, D. A. (1963): Birds of the Atlantic Islands. Bd. 1, Edinburgh u. London. • Bergmann, H.-H. (1972): Eine vergleichende Untersuchung von Alarmrufen vier mediterraner Grasmückenarten (*Sylvia cantillans*, *S. conspicillata*, *S. undata*, *S. melanocephala*). Z. Tierpsychol. 30: 113–131. • Ders. (1973): Die Imitationsleistung einer Mischsänger-Dorngrasmücke (*Sylvia communis*). J. Orn. 114, 1973, 317–338. • Berthold, P. (1974): Circannuale Periodik bei Grasmücken (*Sylvia*) III. J. Orn. 115: 251–272. • Bjerke, T. (1974): Geografisk Sangvariasjon hos Rødingtrost, *Turdus iliacus*. Sterna 13: 65–76. • Blondel, J. (1969): Synécologie des passereaux résidents et migrants dans le midi méditerranéen français. Marseille. • Carlquist, S. (1974): Island Biology. New York und London. • Conrads, K. & W. (1966): Der Egge-Dialekt des Buchfinken (*Fringilla coelebs*). Vogelwelt 87: 176–182. • Conrads, K. (1971): Regionaldialekte des Ortolan (*Emberiza hortulana*) in Deutschland. Vogelwelt 92: 81–100. • Darwin, Ch. (1859, Neudruck 1964): The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. Neudruck New York. • Guillaou, J. J. (1964): Observations faites en Corse, particulièrement au Cap Corse. Alauda 32: 196–225. • Hartert, E. (1909): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Bd. 1, Berlin. • Jeannel, R. (1961): Le peuplement de la Corse et de la Sardaigne. In: Le peuplement des Îles Méditerranéennes et le problème de l'insularité. Colloques Internat. du CNRS XCIV, Banyuls 1959, Edition CNRS Paris 1961: 35–40. • Kaiser, W. (1965): Der Gesang der Goldammer und die Verbreitung ihrer Dialekte. Falke 12: 1–16. • Le Boeuf, B. J., & R. S. Peterson (1969): Dialects in Elephant Seals. Science 166: 1654–1656. • Le Boeuf, B. J., & L. F. Petrinovich (1974): Dialects in Northern Elephant Seals, *Mirounga angustirostris*: Origin and reliability. Anim. Behav. 22: 656–663. • Lemaire, F. (1973): Notes sur quelques espèces de l'avifaune corse. Alauda 41: 267–272. • MacArthur, R. H., & E. O. Wilson (1967): The Theory of Island Biogeography. Princeton N.J. • Marler, P. (1957): Specific distinctiveness in the communication signals of birds. Behaviour 11: 13–39. • Mayr, E. (1956): The interpretation of variation among the Yellow Wagtail. Brit. Birds 49: 115–119. • Ders. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg u. Berlin. • Mörike, K. D. (1953): Der Leierüberschlag der Mönchsgrasmücke. Orn. Mitt. 5: 90–95. • Parrot, C. (1910): Beiträge zur Ornithologie Korsikas. Orn. Jahrb. 21: 121–166, 201–216. • Sauer, F. (1955): Über Variationen der Artgesänge bei Grasmücken. J. Orn. 96: 129–146. • Seibt, U. (1975): Instrumentaldialekte der Klapperlerche *Mirafra cinnamomea* (Salvadori). J. Orn. 116: 103–107. • Somers, P. (1973): Dialects in Southern Rocky Mountain Pikas, *Ochotona princeps* (Lagomorpha). Anim. Behav. 21: 124–137. • Stresemann, E., L. A. Portenko & G. Mauersberger (Hrsg., 1967): Atlas der Verbreitung paläarktischer Vögel. 2. Lief. Berlin. • Thielcke, G. (1965): Gesangsgeographische Variation des Gartenbaumläufers (*Certhia brachydactyla*) im Hinblick auf das Artbildungsproblem. Z. Tierpsychol. 22: 542–566. • Ders. (1969): Geographic variation in bird vocalizations. In: Bird Vocalizations, ed. R. A. Hinde, Cambridge. • Ders. (1970 a): Vogelstimmen. Berlin, Heidelberg, New York. • Ders. (1970 b): Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. Z. zool. Systematik und Evolutionsforsch. 8: 309–320. • Thielcke, G. & K. E. Linsenmair (1963): Zur geographischen Variation des Gesanges des Zilpzalps, *Phylloscopus collybita*, in Mittel- und Südwesteuropa mit einem Vergleich des Gesanges des Fitis, *Phylloscopus trochilus*. J. Orn. 104: 372–402. • Trouche, L. (1947): Quelques nouvelles récentes de *Cettia cetti cetti*, *Cisticola juncidis*, *Sylvia melanocephala* et *Sylvia cantillans*. Alauda 15: 143–144. • Ders. (1948): De quelques espèces devenues rares dans le département des Bouches-du-Rhône. Alauda 16: 235–236. • v. Vietinghoff-Scheel, E. (1967): Sylvia-Arten. In: Atlas der Verbreitung paläarktischer Vögel, ed. E. Stresemann, L. A. Portenko & G. Mauersberger, 2. Lief. Berlin. • Vaurie, Ch. (1959): The birds of the palaeartic fauna. I. Passeriformes. London. • Williamson, K. (1959): Migrational drift and the Yellow Wagtail complex. Brit. Birds 48: 382–403. • Wilson, E. O. & W. Bos-

sert (1973): Einführung in die Populationsbiologie. Berlin, Heidelberg, New York. • Winter, P. (1969): Dialects in Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*). Proc. 2nd int. Congr. Primat. 1, Basel u. New York: 114–118.

Anschrift des Verfassers:

Dr. H.-H. Bergmann, Fachbereich Biologie, Lahnberge, D-3550 Marburg/Lahn.

Die Vogelwarte 28, 1976: 257–263

Über den Einfluß der Nestlingsnahrung auf die Jugendentwicklung, insbesondere auf das Flügelwachstum, bei der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*)¹⁾ 2)

Von Peter Berthold

1. Einleitung

Flügelmaße, die innerhalb derselben Art regelmäßig erheblich variieren können, werden häufig zur Unterscheidung einzelner Populationen einer Art verwendet (z. B. BLONDEL 1967, BUSSE 1968, KLEIN et al. 1973). Dabei wird in der Regel vorausgesetzt, daß die Individuen einer Population unabhängig von zum Beispiel jahrweise verschiedenen Schlüpfterminen und Ernährungsbedingungen im Mittel stets dieselbe Flügelgröße ausbilden. SMART (1965) hat jedoch bei spät im Jahr geschlüpften *Aythya americana*, als sie flugfähig wurden, kürzere vollentwickelte Handschwingen gefunden als bei früher im Jahr geschlüpften („Kalendereffekt“, z. B. BERTHOLD 1971).

Eine Reihe von omnivoren Singvogelarten füttert ihre Jungen im Nest zum Teil mit erheblichen Mengen von Beeren und anderen fleischigen Früchten. Mönchsgrasmücken verfüttern dabei nicht selten Waldhimbeeren *Rubus idaeus*. Fütterungsversuche an Mönchsgrasmücken, Gartengrasmücken *Sylvia borin*, Rotkehlchen *Erythacus rubecula* und Amseln *Turdus merula* ergaben, daß Vertreter der genannten Arten zu keiner Jahreszeit in der Lage sind, mit alleiniger Beerennahrung zu leben. Sie nehmen dabei vielmehr stark ab und gehen ein, wenn sie keine animalische Nahrung erhalten. Die Ursache dafür ist wahrscheinlich Proteinmangel (Übersicht: BERTHOLD 1976).

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich folgendes, bisher nicht untersuchtes Problem: Unterschiedliche Ernährungsbedingungen während der Jugendentwicklung – zum Beispiel unterschiedlich große animalische und vegetabilische Anteile in der Nestlingsnahrung – oder auch später, etwa bei der Jugendmauser, könnten Unterschiede im Körpergewicht, in der Körpergröße, in der Gefiederausbildung und damit auch in der Flügelgröße bedingen. Solche Unterschiede könnten die Unterscheidung von Populationen an Hand der Flügelgröße erschweren. Von Säugern, zum Beispiel von Ratten, ist bekannt, daß unterschiedliche Ernährungsbedingungen während der Jugendentwicklung Unterschiede in Körpergröße, Körpergewicht und Schwanzlänge bewirken können (z. B. WILLIAMS & HUGHES 1975). Bei Vögeln könnten zudem zum Beispiel Beginn und Ablauf von Mauser und Wegzug mehr oder weniger stark durch unterschiedliche Ernährungsbedingungen in der Jugendzeit beeinflußt werden. Um diese Möglichkeiten zu prüfen, wurden jungen Mönchsgrasmücken während der Nestlingszeit unterschiedliche Anteile animalischer und vegetabilischer Nahrung gefüttert. Dabei wurde insbesondere die Entwicklung von Körpergewicht, Gefieder und Flügelgröße bis zum Ende der Jugendentwicklung verfolgt und das Verhalten im Nest be-

¹⁾ 16. Mitteilung aus dem Grasmückenprogramm des Instituts.

²⁾ Mit Unterstützung der DFG.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde](#)

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: [28_1976](#)

Autor(en)/Author(s): Bergmann Hans-Heiner

Artikel/Article: [Inselndialekte in den Alarmrufen von Weißbart- und Samtkopfgrasmücke \(*Sylvia cantianus* und *S. melanocephala*\) 245-257](#)