2:137–151. – 11) Möbius, G. (1965): Die Vogelwelt der Rietberger Fischteiche. 17. Ber. Naturw. Vereins Bielefeld: 146—221. — 12) Niermann, H. G. (1965): Die Vogelwelt der Staustufe Schlüsselburg und ihrer näheren Umgebung. Mitt. Mindener Gesch.-Museumsver. 37:101–120. – 13) Nørrevang, A. (1959): The migration patterns of some waders in Europe, based on the ringing results. Vidensk. Medd. Dansk. naturh. Foren. 121:181–222. – 14) Reichling, H. (1932): Beiträge zur Ornis Westfalens und des Emslandes. Abh. Westf. Prov.-Mus. Naturk. 3:307–362. – 15) Söding, K. (1955): Beitrag zum binnenländischen Limicolen- und Anatiden-Zug im Winterhalbjahr 1953/54. Orn. Mitt. 7:1–5. – 16) Weber, H. (1938): Zugbeobachtungen am Radbodsee. Natur u. Heimat 5:57. – 17) Wemer, P. (1906): Beiträge zur westfälischen Vogelfauna. Sitzungsber. zool. Sektion 1903:65. – 18) Willi, P. (1960): Der Limikolenzug im Herbst 1959 in der deutschen Schweiz und im Bodenseebecken. Orn. Beobachter 57:249–260. –

Den Herren W. Fröhling, K. H. Kühnapfel und W. Prünte haben wir dafür zu danken, daß sie uns die Aufzeichnungen von mehreren Beobachtungen zur Auswertung überließen. Nur ein relativ kleiner Teil, nämlich nicht mehr als fast genau ein Fünftel der Daten, auf denen diese Ausführungen fußen, wurde schon früher veröffentlicht, und zwar an den zitierten Stellen.

Zur Vererbung des Buchfinken-Gesanges

Von Wilko FRÖHLING

Das Problem, in welcher Weise und in welchem Umfang der Gesang der Vögel vererbt wird und welche weiteren Hilfsmittel dem Jungvogel zur Verfügung stehen, um den vollen Artgesang schließlich vortragen zu können, ist für den Gesang des Buchfinken *(Fringilla coelebs)* am genauesten untersucht worden. Lücken in der Kenntnis der Ontogenese des Buchfinkengesanges werden durch Hypothesen überbrückt, die ich im Folgenden zu umreißen, zu widerlegen und durch eine neue These zu ersetzen versuche.

1. Standardthese, bewiesener Teil: Alle diejenigen Elemente des Buchfinkengesanges (Strophenlänge, Anzahl der Elemente, Tonlage, fallende Tonfolge) sind genetisch fixiert, die ein Kaspar-Hauser-Buchfink im Verlauf der Ontogenese vorbringen kann. Ein Buchfink, der jedoch in Gesellschaft voll singender Artgenossen aufwächst, vervollkommnet sein Lied in zwei zeitlich getrennten Lernphasen, in denen er die übrigen Elemente (Dreiteilung der Strophe, Schlußphrase, Klang der Einzeltöne) hinzulernt, d. h. in das angeborene Schema einbaut (Thorpe 1961).

2. Standardthese, umstrittener Teil: Der Kaspar-Hauser-Gesang ist der Phänotyp, der dem Genotyp genau entspricht; und alle Elemente des vollen Gesangs, die dem Kaspar-Hauser-Gesang fehlen, sind genetisch nicht kodiert, nicht angeboren, und müssen erlernt werden (Thorpe 1961). (Dieser aus den Kaspar-Hauser-Versuchen gezogene Schluß ist aber nicht zwingend und m. E. unzutreffend.)

3. Zusatzthese: Thorpe (1961, 1964) erweiterte diese „Standard-

these" aber noch (Bird Song, p. 78; hier übersetzt): „... Es scheint also, daß, während die angeborene Tendenz, den eigentlichen Kaspar-Hauser-Gesang zu produzieren, stark genug ist, um das Verhalten des Vogels selbst in vollständiger Isolation zu steuern, es andere Teile des angeborenen Schemas gibt, die, obwohl in der gleichen Weise genetisch kodiert, den auslösenden Reiz des rivalisierenden Singens benötigen, um sie manifest werden zu lassen."

Marler (1963) schreibt zu diesem kritischen Punkt, beim Buchfinken scheine folgende Methode vorzuliegen: Es komme zur Auswahl von solchen Geräuschen, für die das Tier „eine Art von angeborenem Erkennen durch das Gehör hat, ohne einen angeborenen koordinierten Auslöser" (Übers.).

4. Zusatzthese des Verfassers: Diese Gedanken möchte ich weiterführen und folgende Hypothese aufstellen: Der nach der Standardthese „nicht angeborene" Gesangsteil, also der vom Kaspar-Hauser-Buchfink nicht produzierbare Abschnitt, ist ebenso wie der Kaspar-Hauser-Gesang angeboren, jedoch mit geringerer Expressivität. Dadurch ist dem Vogel keine selbständige Wiedergabe möglich, und es gibt keinen Auslöser, der ihn zur selbständigen Reproduktion befähigt. Die wichtige Funktion des angenommenen „schwach ausgeprägten" angeborenen „Schemarestes" liegt darin, daß der Jungvogel (bzw. der Kaspar-Hauser-Vogel) ausschließlich mit seiner Hilfe in dem vollen Gesang des Vorsängers die „richtige Lösung", das nachzuahmende Lied, erkennt. Der Rivalengesang ist für den Jungvogel also kein (unmittelbarer) Auslöser des eigenen vollen Gesanges; vielmehr prägt der Jungvogel ihn sich beim Anhören so ein, daß er den vollen Gesang von nun an selbständig vortragen kann. Ein Lernvorgang wird ausgelöst, der zur „vorgesehenen" und notwendigen Erweiterung der angeborenen Anlage führt.

5. Diskussion (Beweise und Erweiterungen dieser These): Den dargelegten Vorgang, daß also der Jungvogel den vollen Gesang in seiner Lernperiode nachahmt auf Grund seines unausgeprägt vorhandenen Schemarestes und dank seiner Lernfähigkeit, kann man bereits aus der Tatsache schließen, daß die jungen Buchfinken überhaupt das Bestreben haben, sich gerade den vollen Artgesang anzueignen. Der Lerneifer allein genügt doch nicht, um den vollen Artgesang als den richtigen erkennen zu können. Wenn man voraussetzt, daß dem Jungvogel keine anderen Kriterien zur Verfügung stehen, um den voll singenden Altvogel als den „Erfahreneren" zu erkennen, bleibt als einzig mögliches Kriterium eben dieser angeborene Schemarest. Insofern ist die Gesamtstrophe „angeboren".

Nun könnte man allerdings auch vermuten, der Jungvogel ahme den vollen Gesang nach, weil er bereits dessen Grundzüge kennt; doch dürfte der Kaspar-Hauser-Buchfink dann keine Abneigung haben, sich den vollen Gesang des Baumpiepers endgültig anzueignen (Thorpe 1961, p. 82). Ganz offensichtlich erkennt er in diesem doch den falschen! Oder, anders ausgedrückt, er fühlt sich beim Anhören und etwaigen probeweisen Nachsingen des Baumpieper-Liedes nicht befriedigt. (Die Gesänge anderer Arten

lernt er von vornherein nicht.) Ferner ließen sich noch die folgenden bekannten Versuche als Beweis hinzuziehen: Eine Gruppe von Kaspar-Hauser-Buchfinken erzeugt einen Gesang, der dem vollen Gesang bereits ein Stück näher gekommen ist (Thorpe, p. 73 ff.). Hier haben wir den Fall vor uns, daß mehrere gleichrangige Vögel sich in ihrem Lerndrang um etwas Neues bemühen. Was nun jeder einzelne Vogel dazulernt (zu seiner selbständig reproduzierbaren Gesangs-Basis), sind nicht irgendwelche Gesangseigenheiten der Genossen (das wäre zu erwarten, wenn lediglich das Lernbestreben wirken würde), sondern gerade die Bestandteile, die Teile des vollen Gesanges sind. Bei diesem Versuch hat der nachahmende Vogel keine Möglichkeit, den vorsingenden als erfahrener oder übergeordnet anzusehen auf Grund eines Alters- bzw. Reifeunterschiedes. Die einzelnen Gesangselemente sind mehr oder weniger gut und auch nach individueller Begabung unterschiedlich ausgeprägt; jeder der Vögel übernimmt die richtigen Gesangsbestandteile (oder auch Strophen-Abwandlungen) der anderen auf Grund seines angeborenen Schemarestes.

Von den oben dargelegten Beweisen für meine These erlaubt nur der erstaufgeführte (nämlich die Tatsache, „daß die jungen Buchfinken überhaupt das Bestreben haben, sich gerade den vollen Artgesang anzueignen") eine Beantwortung der Frage, ob sich das Angeborensein auf den Gesang vollständig erstreckt. (Die beiden anderen Beweise konnten nur zeigen, daß bestimmt mehr als das Kaspar-Hauser-Schema angeboren sein muß.) Die diesem Beweis zugrundeliegenden Tatsachen und die – daran anknüpfend – bereits abgeleitete wichtige und notwendige Funktion des angenommenen schwach ausgeprägt angeborenen „Schemarestes" zwingen m. E. zu der Annahme, daß der „Schemarest" zusammen mit dem „Kaspar-Hauser-Anteil" ein angeborenes Gesamtschema darstellen. Es umfaßt tatsächlich die gesamte Buchfinken-Strophe.

Aus dieser Behauptung ausklammern möchte ich allerdings die feineren individuellen Differenzierungen und die geographischen Variationen des Artgesanges. Sie könnten, wenigstens zum Teil, durch Tradition und andere exogene Einflüsse entstehen bzw. aufrechterhalten werden. Doch für die ersteren muß man – zumindest teilweise – wohl eher individuelle Abweichungen des Erbgefüges von der Norm verantwortlich machen, und letztere könnten sich vermutlich nicht beständig behaupten, wenn sie nicht genetisch entstanden und verankert wären – zumindest bei einem Teil der jeweiligen Population.

6. Versuch einer theoretischen Untermauerung der These: Bei der Entwicklung der „Standardthese" hat man wohl der Tatsache zu wenig Beachtung geschenkt, daß der Isolierversuch uns nur sagen kann, was nicht gelernt zu werden braucht: das ist der Teil einer Verhaltensweise, der vom Kaspar-Hauser-Tier produziert wird (s. Lorenz, 1961).

Bei der Entwicklung der „Standardthese" war es m. E. schon nicht richtig, daß man (äußerlich!) unterscheidbare Elemente des Gesanges für sich betrachtete (was die Trennung eines angeborenen und eines nicht angeborenen Teiles gedanklich nahelegt).

Dabei ist der Gesang doch zumindest als Erscheinungsform eine Einheit; und gewisse Elemente, z. B. Strophenlänge und Anzahl der Einzeltöne, sind auf jeden Fall untrennbar verknüpft. – Vermutlich ist aber der **Gesang auch im Erbgut als eine „Gestalt" lokalisiert.** Zwar sind Polyphänie (Einwirkung eines Gens in verschiedene Entwicklungsabschnitte) und Polygenie (Bestimmung eines Merkmals stets durch mehrere Gene) zwei Grundphänomene der Vererbung, die ein und dieselbe Erscheinung bewirken können, und Marler (1961) schreibt: „. . . die Empfänglichkeit des Vogelgesanges gegenüber stetiger Selektion bei der Domestikation läßt an die Möglichkeit einer polygenetischen Kontrolle denken". Wieweit das und ob es überhaupt einem Angeborensein der Gesangsstrophe als mehr oder weniger geschlossene Gestalt widerspricht, vermag ich nicht zu entscheiden. Doch erstens handelt es sich beim Gesang nicht um ein Merkmal komplexer Art, das aus verschiedenen Merkmalen resultiert, wie z. B. die menschliche Musikalität. Zweitens besteht nur zu den übrigen Lautäußerungen des Vogels eine Verwandtschaft, so daß Polyphänie wohl nur im Rahmen dieser Merkmalsgruppe vorliegen kann. Drittens kann man als entwicklungsgeschichtlichen Ursprung jedes Gesanges sicher irgendein sehr einfaches Lautgebilde ansehen (das aus einem wiederholten Ruf oder aus wenigen Rufen besteht) und den Gesang demnach als eine durch Mutationen aus der ursprünglichen Form hervorgegangene Einheit.

Wenn nun der Gesang als Einheit innerhalb des Erbgutes mit einer gewissen Gesamt-Expressivität vorliegt, so ist anzunehmen, daß bestimmte äußere Merkmale des Gesangs) z. B. die Strophenlänge, vom Vogel genauer, konstanter reproduziert werden als andere, mit geringerer Expressivität vererbte Merkmale, die der Vogel nur unvollständig bzw. unexakt oder (im Extremfall) überhaupt nicht selbständig wiedergeben kann.

Unter Expressivität versteht man nach Kühn (1961) a) bei einem phänotypischen Merkmal dessen Ausprägungsgrad in Relation zu den Merkmals-Werten der ihm zugeordneten Allele; b) bei einem Allel dessen Ausprägungsgrad im phänotypischen Merkmal, d. h. das Maß der Verwirklichung seines Wertes, welcher mit den Werten anderer Allele konkurriert. – Hier will ich unter Expressivität der einem Merkmal zugeordneten Erbträger den Ausprägungsgrad ihrer informierenden Strukturen verstanden wissen und gleichzeitig das davon abhängige Vermögen, die Information im Phänotypus zu verwirklichen.

7. Matrizenthese von Eibl-Eibelsfeldt: Von Herrn Dr. Eibl-Eibelsfeldt erfuhr ich (mdl.) die folgende These: In einer ersten Matrix ist der vom Kaspar-Hauser-Buchfinken reproduzierbare Gesangsteil genetisch kodiert (Standardthese, bewiesener Teil); der nicht reproduzierbare Gesangsteil ist nicht angeboren, dafür aber eine weitere Matrix, in welcher die Fähigkeit genetisch verankert ist, diesen zweiten Gesangsteil von einem Vorsänger zu erlernen.

8. Widerlegung letzterer These: Die Widerlegung auch dieser Annahme ist im wesentlichen schon in den für meine These angeführten Beweisen enthalten: In dem Nachweis angeborener Teile der umstrittenen zweiten Gesangshälfte (in der „Gestalt"-These). Weiterhin erscheint mir die Vorstellung zweier getrennter Matrizen gemessen an dem in der Natur

herrschenden Prinzip der Einfachheit von vornherein sehr unwahrscheinlich, vor allem deshalb, weil die zweite, die Lernmatrix, auf jeden Fall auf den speziellen, arteigenen fehlenden Gesangsteil hinweisen muß, diesen also doch irgendwie als Information enthalten muß.

9. Allgemeingültigkeit der hier aufgestellten These: Die an dem bekannten Beispiel des Buchfinken-Gesanges entwickelte These ist nicht nur auf dieses Beispiel zu beschränken, sondern sie gilt sicher grundsätzlich dort, wo ein Jungvogel in seiner Lernperiode das gezielte Bestreben zeigt, sich eine arteigene Verhaltensweise anzueignen.

10. **Zusammenfassung:** Der vorliegende Aufsatz behandelt die Frage: Wieviel ist dem Buchfinken von seiner vollen Gesangsstrophe angeboren und welcher Teil davon ist ihm nicht angeboren, so daß der Vogel ihn zur vollständigen Wiedergabe von Artgenossen erlernen muß?

Dieses vieldiskutierte Problem (das als Muster für eine Unzahl gleichgearteter Fälle von Vererbungsmechanismen in der Tierwelt angesehen werden kann) wurde am ausführlichsten von Thorpe dargestellt. Er vertrat die hier als „Standardthese" bezeichnete Deutung, die sich wie folgt kurz umreißen läßt: Nur die vom Kaspar-Hauser-Vogel hervorgebrachte Strophe – ein sehr einfaches Gebilde, welches dem vollständigen Gesang nur in einigen Komponenten gleichkommt – ist angeboren; den dem Kaspar-Hauser-Vogel fehlenden Anteil des vollen Gesanges muß der junge Buchfink von Artgenossen erlernen. – Jedoch findet man bei Thorpe eine hypothetische Andeutung, die diese Standardthese verläßt und die bereits dem Grundgedanken der hier von mir aufgestellten These entspricht.

Zwei von Thorpe an Kaspar-Hauser-Buchfinken durchgeführte Versuche, welche aber von ihm nicht in diesem Zusammenhang besonders ausgewertet, nicht zu dem an dieser Stelle betrachteten „Buchfinken-Problem" in Beziehung gebracht wurden, und ein weiterer Gedanke, nämlich die Frage, wie ein junger Buchfink die volle Buchfinken-Strophe überhaupt als solche erkennt, führten mich zu einer neuen These, die über das Vererbungsproblem des Gesanges bei dieser Art folgendes aussagt:

Dem Buchfinken ist nicht nur der „Kaspar-Hauser-Gesang" angeboren, sondern die gesamte, die komplette Strophe. Die Expressivität des zugrunde liegenden genetischen Materials ist jedoch teilweise dermaßen gering, daß der junge Buchfink zunächst nur zur Reproduktion eines gewissen Strophen-Anteils befähigt ist. (Dieser Anteil entspricht dem Kaspar-Hauser-Gesang.) Aber eine darüber hinaus vorhandene genetische Information erfüllt die wichtige Funktion, die vom Reviernachbarn des jungen Buchfinken gesungene volle Artstrophe als die „richtige" erkennen zu lassen. Nur so kommt er dazu, sie in einem bestimmten Lebensabschnitt mit starker Lerndisposition nachzuahmen und sich die gesamte Artstrophe schließlich „gekonnt" anzueignen.

Schrifttum

Armstrong, E. A. (1963): A Study of Bird Song (London).

Gompertz, T. (1961): The vocabularity of the Great Tit. Brit. Birds 54: 369–394, 409–418.

Kühn, A. (1961): Grundriß der Vererbungslehre (Heidelberg).

Lorenz, K. (1961): Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens. Zschr. f. Tierpsychologie 18 (Nachdruck 1965 in: Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. II; München).

Marler, P. (1961): Inheritance and Learning in the Development of Animal Vocalisation. In: Busnel, R. G.: Acoustic Behaviour in Animals (Amsterdam).
Tembrock, G. (1965): Beobachtungen zum Gesang des Buchfinken (*Fringilla coelebs*). J. f. Orn. 106: 313–317.
Thorpe, W. H. (1958): The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the Chaffinch, *Fringilla coelebs*. Ibis 100: 535–570.
Ders. (1961): Bird-Song (Cambridge).
Ders. (1963): Learning and Instinct in Animals; 2nd ed. (London).
Ders. (1964): Singing. In: Thomson, A. L. (ed.): A New Dictionary of Birds (London & Edinburgh).

Herrn Dr. Mester danke ich für einige Literaturhinweise.

Die Winterflucht von Ohrentauchern bis zum Südrand der norddeutschen Tieflandsbucht Mitte Februar 1966

von H. MESTER und W. PRÜNTE

Der Zusammenhang zwischen bestimmten Wetterlagen und außergewöhnlich zahlenstarken Einflügen dieser oder jener Vogelart in einen sonst von ihr kaum besuchten Raum muß die besondere Aufmerksamkeit des Faunisten wachrufen. Hier soll ein Beispiel, das zweifellos dieser Thematik untergeordnet werden darf, etwas ausführlicher betrachtet werden.

Nur ziemlich selten wird jemand das Glück haben, an den Flüssen und Seen innerhalb unseres Landes einen Ohrentaucher zu erblicken. Landois (1886) bezeichnete den Vogel als „zufälligen Durchzügler auf Ems und Lippe", von dem 1846 bei Warendorf gleichzeitig drei Exemplare im Prachtkleid erbeutet worden seien. Vom Nordrand des Sauerlandes vermochten wir bis 1961 lediglich drei (zwischen Mitte November und Mitte Dezember gelegene) Daten vom Möhne- bzw. Sorpesee als Belege für das dortige Auftreten dieses Lappentauchers aufzuzählen.

Um so mehr mußte es deshalb auffallen, als die Art hier gegen Ende vergangenen Winters zahlreicher in Erscheinung trat: Söding (1966) machte auf den für Westfalen ganz ungewöhnlich konzentrierten Einflug von Rothals- und Ohrentauchern in der ersten Märzdekade aufmerksam. Wie bereits aus dem „Sammelbericht" über das erste Vierteljahr (diese Zuschr. 3: 22–28) ersichtlich war, konnten dementsprechende Ohrentaucher-Vorkommen auch am Mittelabschnitt der Ruhr sowie an der Möhnetalsperre registriert werden. Allein die weitgehende zeitliche Übereinstimmung zwischen dem Erscheinen der Vögel hier und dort würde schon zu der Annahme führen, daß dabei sehr wahrscheinlich ein besonderer Zusammenhang mit meteorologischen Einflüssen bestanden hat; ein „normaler" Wintereinflug des Ohrentauchers wäre wohl zu einer um einige Wochen früheren Zeit erfolgt.

Betrachtet man das Zugdiagramm, das Wehner (1965) von 38 Nachweisen des Ohrentauchers (mit rund 45 Einzelvögeln?) aus dem Gebiet des Oberrheins und der Wetterau aufzeichnete, so fällt auf, daß gut siebzig Prozent der Beobach-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Anthus - Ornithologische Beiträge aus Westfalen

Jahr/Year: 1966

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Fröhling Wilko

Artikel/Article: Zur Vererbung des Buchfinken-Gesanges 116-121