

Stimme und Lautrepertoire des Steinkauzes (*Athene noctua*): Beschreibung, Kontext und Lebensraumanpassung

Voice and inventory of call-notes of the Little Owl (*Athene noctua*): description, context and habitat adaptation

Von Klaus-Michael Exo und Wolfgang Scherzinger

Key words: Little Owl, *Athene noctua*; verbal and sonographic description of voice, sexual dimorphism, diversity of call-notes, homonomous calls, context of situation, differentiation within inventory.

Zusammenfassung

EXO, K.-M., & W. SCHERZINGER (1989): Stimme und Lautrepertoire des Steinkauzes (*Athene noctua*): Beschreibung, Kontext und Lebensraumanpassung. Ökol. Vögel 11: 149-187.

Basierend auf Verhaltensprotokollen und Tonbandaufnahmen der Stimme von 5 Zuchtpaaren in Volierenhaltung sowie freilebenden Steinkäuzen am Niederrhein werden die Einzellaute nach Klang, Sonagramm und Situation beschrieben und ihre vermutliche Funktion diskutiert.

Das Lautrepertoire des Steinkauzes umfaßt insgesamt 22 gut trennbare Laute (mit Schnabelknappen 23). 2 davon sind jungenspezifisch und gehen im Laufe der Ontogenese verloren. Im juvenilen Stimmrepertoire lassen sich 12 Laute abgrenzen, die auf 3-4 Basislaute als Grundgerüst zurückgeführt werden können. ♂ und ♀ verfügen über jeweils 15 Laute (zusammen 20), wenigstens 3 bzw. 2 davon scheinen geschlechtsspezifisch zu sein. Im Repertoire der Altvögel kommen noch mindestens 17 Misch- und Kombinationslaute hinzu, so daß diese Eule über insgesamt 40 Lautäußerungen verfügt!

Die Laute lassen sich über ihren Kontext zu Funktionskreisen und über ihre strukturelle Ähnlichkeit zu Homonomiereihen gruppieren. Über solche Differenzierungsreihen wird das Gesamtrepertoire als Gefügesystem dargestellt, aus welchem sowohl die 5 Grundeinheiten als auch die 15 stärker abgeleiteten Laute ablesbar werden. Dieses System ist wesentlicher Baustein für den zwischenartlichen Vergleich. Die Laute des Nahfeldes sind meist leise und heiser, wobei zischende, schnarchende und kreischende Silben besonders auffallen. Im Distanzfeld werden grell kläffende, miauende und flötende Silben eingesetzt. Durch Wahl der günstigsten Tageszeit, Anfliegen exponierter Singwarten und den Einsatz gerichteter Energie maximiert der Steinkauz die Effektivität seiner Stimme.

Summary

EXO, K.-M. & W. SCHERZINGER (1989): Voice and inventory of call-notes of the Little Owl (*Athene noctua*): description, context and adaptation. Ecol. Birds 11: 149-187.

All acoustic utterances of adult and juvenile Little Owls are categorized according to sound, sonagram and the situation in which they occur. This analysis was based on detailed notes of behaviour and on tape recordings of the voices of 5 caged breeding pairs of Little Owls and a number of wild individuals in the Lower Rhine area.

Anschrift der Verfasser:

Klaus-Michael Exo, Institut für Vogelforschung, D-2940 Wilhelmshaven-Rüstersiel

Wolfgang Scherzinger, Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald, D-8352 Grafenau

The complete inventory of Little Owl utterances contains 22 distinct call-notes (23 including non vocal bill-snapping). Two of them are specific to young owls and disappear during early ontogenetic development. The juvenile repertoire consists of 12 defined call-notes, which can all be traced back to 3 or 4 basal calls forming the fundamental structure of the repertoire. Male and female Little Owls each dispose of 15 call-notes (out of a total of 20 altogether) of which at least 3 and 2 respectively seem to be sex-specific. The repertoire of adult birds is augmented by at least a further 17 utterances which arise out of mixtures and combinations, thus giving a grand total of 40 acoustic signals for this species!

According to their context the calls can be grouped into functional groups and according to their structural characteristics into homonomous classes. These two separate forms of differentiation admit the presentation of the entire repertoire as an interrelation-grid capable of displaying the 5 basal elements of the Little Owl voice along with the 15 more specialized call-notes derived from them. This structural system provides a fundamental base for interspecific comparison.

Short-range calls are usually soft and hoarse, whereby hissing, snoring and screeching sounds are particularly conspicuous. The owl's long-range calls consists of mewing and sharp barking noises with whistling notes. Voice efficiency is optimised by use of the most advantageous time of day, an exposed song-post and direction of sound energy.

Inhalt

Seite

1. Einleitung	151
2. Material und Methoden	152
3. Deskription der Lautäußerungen	153
3.1 Stimmföhlung	153
3.2 Fütterungssituation	155
3.2.1 »Bettellaute« der Jungvögel	155
3.2.2 Fütterungslaut	157
3.3 Paarinternes Locken	158
3.3.1 Locken	158
3.3.2 Tuckern	159
3.3.3 »Bettellaute« der Altvögel	159
3.3.4 Zwielen	161
3.3.5 Nestlocken	161
3.4 Feindmeldung und -abwehr	162
3.4.1 Alarmlaut	162
3.4.2 Keckern	163
3.4.3 Abwehrkreischen	165
3.4.4 Schirken	166
3.4.5 Fauchen	167
3.4.6 Knappen	167
3.5 Innerartliche Aggression	167
3.5.1 Bibbern	168
3.5.2 Quieken	169
3.5.3 Erregungslaute/»Aggressivgesang«	169
3.5.4 Prebeln	172
3.5.5 Kopula-Zwitschern	172
3.6 Gesang/Glissandogesang	173

4. Aufbau und Beziehungsgefüge des Lautrepertoires 175

4.1 Repertoire 175

4.2 Beziehungsgefüge 176

5. Stimme und Lebensraum 181

5.1 Distanzfeld 182

5.2 Nahfeld 184

6. Schlußbetrachtung 185

Literatur 186

1. Einleitung

Für die vorwiegend dämmerungs- und nachtaktiven Eulen (*Strigidae*) ist die Stimme das wichtigste Kommunikationsmittel. Lautäußerungen erzielen gerade in Dämmerung und Nacht eine hohe Reichweite und sind bei Dunkelheit wesentlich effektiver als optische Signale, weshalb sich das Kommunikations- und Informationssystem der Eulen weitgehend auf akustische Signale stützt.

Die Kenntnis des Lautrepertoires ist wesentliche Voraussetzung zur Bearbeitung zahlreicher ethoökologischer Fragestellungen. Obwohl der Steinkauz sehr ruffreudig und aufgrund seiner charakteristischen und weit hörbaren Lautäußerungen auch am ehesten zu entdecken ist — was man sich bei Siedlungsdichte-Untersuchungen seit langem zunutze macht — stehen eine vollständige Beschreibung und Funktionsanalyse seines Lautinventars bislang aus. Dies ist u.a. auf die ungewöhnliche Reichhaltigkeit des Lautrepertoires in Bezug auf Klangfarbe, Lautstärke und Rhythmik zurückzuführen. Es reicht von leise säuselnden, flötend-weichen bis zu grell bellenden oder rauh-schnarchenden Äußerungen. Auffällig ist die Vielfalt von Lautkombinationen und Übergangsformen, die das Repertoire bereichern, eine funktionale Zuordnung aber erheblich erschweren.

Eine erste, relativ umfassende lautmalende Beschreibung des Stimmrepertoires verdanken wir Stadler (1932). Die vorliegende Zusammenstellung umfaßt ein wesentlich umfangreicheres Material und liefert sonographische Belege. In Bezug auf die isolierbaren Einzeläußerungen dürfte sie vollständig sein, Kombinations- und Übergangsformen wurden soweit wie möglich erfaßt. Spezifität und Breite der Funktionen sind hingegen nicht restlos geklärt.

Ziel dieser Arbeit ist neben der möglichst kompletten deskriptiven Inventarisierung der Lautäußerungen des Steinkauzes vor allem der Versuch, das Stadium wenig informativer Auflistung unterschiedlicher Laute zu überwinden, um durch vergleichende Betrachtungen der Einzellaute Ähnlichkeitsreihen innerhalb des Repertoires aufzuzeigen, wie sie über strukturelle Differenzierungsschritte im Verlauf der Evolution zur stimmlichen Reichhaltigkeit geführt haben dürften. Dieser Ansatz soll das Diskussionsniveau erweitern helfen und speziell eine neue Basis für den zwischenartigen Vergleich von Lautäußerungen ermöglichen. Darüber hinaus schien

es uns wichtig, die bioakustische Einpassung der Eulenart in ihren Lebensraum mit den theoretischen Erwartungswerten zu vergleichen und ihren arttypischen Weg der Effektoptimierung zu beleuchten.

Bei der Deskription der einzelnen Laute folgen wir im wesentlichen dem Gliederungsvorschlag von THIELCKE (1970), der sich vorwiegend an Situation und Funktionskreis orientiert. Die Beschreibung ist abgestuft nach Lautumschreibung und Klang, sonographischer Struktur und Syntax, Kontext und Bedeutung (vgl. CATCHPOLE 1979, 1982; BERGMANN & HELB 1985). Die für die Arterkennung wesentlichen Merkmale wie Gesamtfrequenzspektrum, Hauptfrequenz, Dauer der Elemente und Intervalle sowie die Wiederholungsrate (vgl. BECKER 1982, RIEBESEHL & BERGMANN 1984, SCHWAGER & GÜTTINGER 1984, WALLSCHLÄGER 1985, THOREN & BERGMANN 1987b) werden angeführt, auch wenn von einzelnen Lauten nur wenige Tonbandaufnahmen zur Verfügung standen. Um die Vergleichbarkeit mit früheren Darstellungen zu gewährleisten, wurden die vorliegenden, z.T. stark divergierenden Lautumschreibungen möglichst vollständig eingearbeitet. Auf einen Vergleich zu anderen Strigidae, auch nahe verwandten Arten, mußte hier hingegen verzichtet werden (vgl. SCHERZINGER 1988). Abschließend werden die biologische Bedeutung, Hinweise zur funktionellen Zuordnung (vgl. WINKLER & SHORT 1978), sowie die ökologische Anpassung der Stimme an den Lebensraum aufgezeigt.

Aufnahme und Auswertung des Stimmaterials waren uns nur mit tatkräftiger Hilfe von Kollegen und Förderern möglich. Die bioakustischen Arbeiten von M. EXO wurden durch umfangreiche Unterstützung und Förderung von Prof. Dr. D. NEUMANN/Zoologisches Institut der Universität zu Köln ermöglicht, dem unser Dank für seine zahlreichen Anregungen und kritischen Diskussionen gilt. Herr Prof. Dr. M. DAMBACH/Zoologisches Institut der Universität zu Köln stellte freundlicherweise ein Schalldruckmeßgerät zur Verfügung. Die ethologischen Protokolle von W. SCHERZINGER wurden durch die dankenswerte Förderung des Instituts für Vergleichende Verhaltensforschung/Wien, des Österreichischen Forschungsrates sowie des Vereins der Freunde des Nationalpark Bayerischer Wald ermöglicht. Für die freundschaftliche Hilfe bei der umfangreichen Tierhaltung ist hier speziell Herrn Dr. H. FREY/Wien zu danken. Dank gebührt auch den hilfreichen Mitarbeitern des Instituts für Vogelforschung/Wilhelmshaven, insbesondere Herrn S. KIESS für die Bearbeitung der Tonbänder und Erstellung der Sonagramme sowie den Herren R. NAGEL, A. STREICH und S. WALENTOWITZ für die Fertigung der Graphiken. Herr K. WILSON korrigierte dankenswerterweise die englische Zusammenfassung.

2. Material und Methoden

Das Stimmenmaterial wurde sowohl im Freiland als auch an Volierenvögeln gewonnen. Der größte Teil der im Zusammenhang mit Reviermarkierung und antagonistischem Verhalten geäußerten Distanzlaute wurde an Wildvögeln, die leisen Laute der Intimbälz, der Stimmföhlung und Fütterung hingegen an Zuchtpaaren in Gefangenschaft unter naturnahen Bedingungen protokolliert.

M. EXO wertete Tonbandaufzeichnungen von Volierenpaaren (Herkunft der Vögel: Niederrhein), vorwiegend aber von am unteren Niederrhein/Nordrhein-Westfalen freilebenden Steinkäuzen aus (Aufnahmezeitraum: 1975-1982, vgl. EXO 1984, 1987). W. SCHERZINGER standen zur Erfassung des kompletten Repertoires Aufzeichnungen aus dem Zeitraum 1968-1978 von der Handaufzucht (4 Nestlinge)

sowie von 3 Volierenpaaren bzw. 4 kompletten Brutabläufen zur Verfügung (Herkunft der Vögel: Niederösterreich, Niederbayern, Zoo Hannover; Voliengrößen 2×3, 2×6, 4×6 m). Synchron zu den Bandaufzeichnungen wurden Verhaltensprotokolle mit möglichst umfassender Beschreibung des Situations- und Handlungsablaufs gefertigt, wobei die Beobachtungen zur Vermeidung störungsbedingter Verhaltensänderungen aus mindestens 30 m Entfernung — oder aus einem Nebenraum — mit Hilfe eines Fernglases (Vergrößerung 10×50, 11×80) sowie langem Mikrofonkabel erfolgten (Mikrofon im Nistkasten montiert bzw. in maximal 3 m Entfernung zur Voliere mit Parabolspiegel).

Die Lautaufzeichnungen erfolgten mit Geräten der Fa. UHER (Report 4000 L oder 4000 IC, 19 cm/s, Bandmaterial überwiegend AGFA PE 46 und BASF TP 18). Zur Tonübertragung wurden ein Richtmikrofon (SENNHEISER MKH 815 T) oder Kleinmikrophon (UHER M 514, M 537 bzw. AKG D-19) in Verbindung mit einem 60 cm Parabolreflektor (GRAMPIAN) eingesetzt. — Die Sonagramme wurden mit einem KAY-ELECTRIC-Sonagraphen 6061 B (Einstellung »wide«, Filterbreite 300 Hz, 85-8000 Hz) angefertigt. — Die Schalldruckpegelmessungen erfolgten mit einem Präzisions-Schallpegelmeßgerät (Typ 2209, Fa. BRUEL & KJAER), das mit einem Kondensatormikrofon (Typ 4145, 2 Hz-18 kHz, ± 2 dB) bestückt war. Zur Dämpfung tiefer Hintergrundgeräusche wurde der eingebaute A-Filter eingeschaltet (Details s. EXO 1987).

Der Auswertung liegen mehrere hundert Beobachtungs- und Protokollstunden zugrunde. Aus ca. 40 Stunden Tonbandmaterial wurden 950 Aufnahmen zur Sonographie verwendet und detailliert vermessen.

3. Deskription der Lautäußerungen

3.1 Stimmföhlung: ♂, ♀ und juv.; zittrig dünn, verhalten stimmlos bis säuselnd gedehnt (Abb. 1).

Paarpartner stehen während des Großteils des Jahres in engem Sozialkontakt. Stimmföhlungslaute klingen im einfachsten Fall wie matte, tonlose CHU, SJU, oder DJÜ-Silben, die meist zittrig-gedehnt oder säuselnd-dünn (SCHRIE in SCHERZINGER 1980), kaum hörbar leise bleiben. In lockerer, unrhythmischer Folge vorgetragen können sie auch weich moduliert wie DJÜÜ oder DSJÜ klingen. Als heisere Serien werden sie häufig mit dem Partnerlockruf GHUU kombiniert und in mehrminütigem Duett geäußert. Die Partner sitzen dabei meist eng beieinander geschmiegt, schnäbeln, kraulen oder dösen. Der Schnabel bleibt beim Vortrag geschlossen, die Kehle wird nur unmerklich gestäubt. Von Jungvögeln wurden Stimmföhlungslaute erstmals 2 Tage vor dem Schlupf gehört. Bei ihnen klingt der Laut wie SRIE (NIETHAMMER 1938, BRANDS 1980, MEBS 1987) oder SIEH (HEINROTH 1926/27).

Im Sonagramm erscheint der Stimmföhlungslaut als schmales verzittertes Horizontalband, sehr ähnlich einem hochfrequenten »Locken« (Abb. 4). Das Eingangselement fällt mitunter ab. Die Hauptfrequenz des ca. 0,12-0,42 s langen Lauts ($\bar{x}=0,26$ s, $n=10$, Intervalldauer 0,15-0,35 s) liegt zwischen 1,7 und 2,5 kHz (Modulation 1,3-3,0 kHz). Strukturell wie funktionell geht der Stimmföhlungs laut in das »Betteln« über und läßt sich aus der Situation auch nicht immer klar von diesem abgrenzen. Ganz besonders trifft dies für die Nestlingszeit zu, wo Stimmföhlungs laute mit Betteln und Locken kombiniert werden. Ohnedies besteht zwischen diesen Lauten eine enge Affinität, sie können als homonome Glieder einer Ähnlichkeitsreihe aufgefaßt werden (vgl. 4.2).

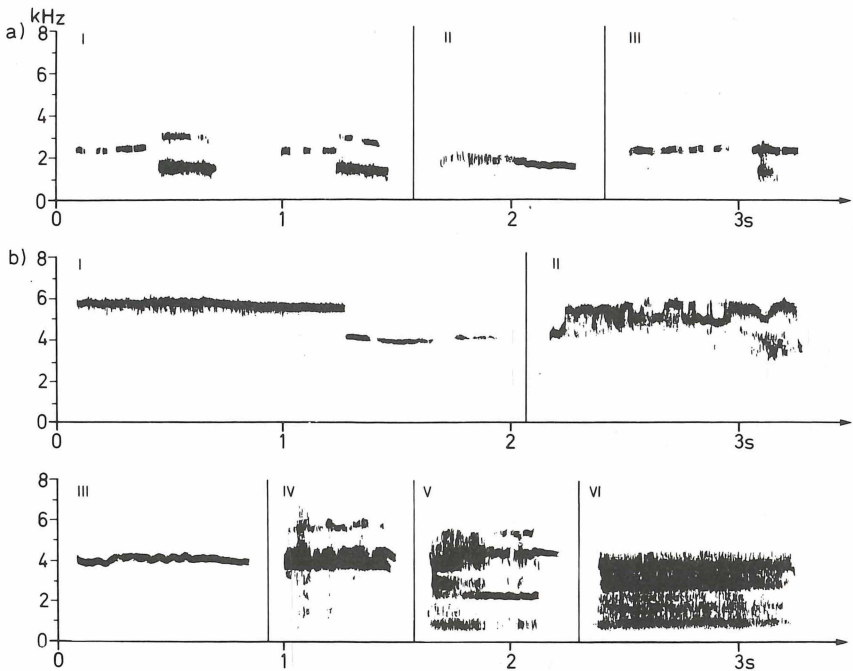


Abb. 1. Stimmföhlung: a) Altvögel; leise dünne Laute: I. Duett der Partner, II. ♂, III. ♀. b) Jungvögel; zittrig dünne Laute: I. einfache, gedehnte Stimmföhlung; II. »zittrigere« Wechsel zwischen Stimmföhlungs-, Fauch- und Bettelfrequenz; III. Fauchen; IV. heisere, V. kräftig zischende und VI. hart rauschende »Stimmföhlung«.

Als Stimmföhlungslaut der Jungvögel wird hier ein hochfrequenter, meist gedehnt-säuselnder Laut bezeichnet, der nur geringe Intensität erreicht und tonartig-verhalten klingt (Abb. 1b). Seine Frequenz liegt mit schmalem Band auf 5,5-6,0 kHz, die Silben dauern bis zu 1,15 s. Sehr viel häufiger als dieser »ideale«, klare, tonhafte Laut treten heiser-geräuschhafte Mischlaute mit parallel verlaufenden Frequenzen auf (3,3-4,0 kHz und 4,4-5,0 kHz). Der dunklere dieser ähnlich strukturierten Laute wird in dieser Zusammenstellung als »Fauchen« (vgl. 3.4.5), der hellere als »Betteln« (vgl. 3.2.1) bezeichnet, wenn auch eine situations- und funktionsspezifische Zuordnung nur im Idealfall möglich ist. Vielmehr treten meist Überlagerungs- und Übergangslaute mit unterschiedlicher Intensität innerhalb der 3 Frequenzbereiche, im Extremfall sogar stimmbruchartig-zittrige Frequenzsprünge über alle Bereiche auf (Abb. 1b). Eine kategorische Trennung dieser 3 Lauttypen muß deshalb unrealistisch und willkürlich bleiben. Sie erhält aber aus dem Vergleich mit den aus ihnen ableitbaren Mischlauten (z.B. Abwehrkreischen (3.4.3) und Bettelschnarchen (3.2.1)) ihre grundsätzliche Berechtigung.

Gemeinsam scheint jedenfalls allen »Stimmföhlungslauten« der Jungvögel ein Intensitätsmaximum im obersten Frequenzband (bei 5,5-6,0 kHz). Eine Stütze findet diese Interpretation im Repertoire der Altvögel, wo der »Stimmföhlungs laut« in vergleichbarer Weise auf höherer Parallelfrequenz (1,7-2,5 kHz) zum »Bettella ut« (1,3-1,8 kHz) liegt (Abb. 1a).

3.2 Fütterungs-Situation

Dieser Abschnitt umfaßt sowohl die Bettellaute der Jungen als auch die Locklaute der Altvögel. Nestlinge werden vorwiegend vom ♀ versorgt (BRANDS 1980). Die Fütterungssituation in der Bruthöhle ist durch eine Fülle sehr variabler Stimulationslaute der Jungen mit einfacheren, kürzeren und meist auch leiseren Silben im Vergleich zur Situation nach dem Ausfliegen gekennzeichnet.

3.2.1 »Bettellaute« der Jungvögel: juv.; zittrig heiser bis kräftig zischend oder dumpf schnarchend (Abb. 2).

Vom Schlupf an fungiert ein leises SZIP oder PSIEP (ILLNER in GLUTZ & BAUER 1980, ULLRICH 1973) als Bettella ut. Er wird meist aus einfachen, kurz gestoßenen, heiser bis zischend klingenden Einzelsilben gebildet (PCHI, SCHERZINGER 1980). Die einfachste, für die ersten Lebenstage charakteristische Form des Bettellautes existiert in ihrer Grundstruktur spätestens 2 Tage vor dem Schlupf (vgl. Abb. 2/I). Diese Form ist tonhaft oder geräuschhaft-heiser, etwas tiefer als der Stimmföhlungs laut und klingt stimmlos dünn bzw. kraftlos leise (leises Säuseln, heiseres, zischendes SJIE oder SWIE, rauhes PFCHÜ oder abschwellendes PCHÜÜD). Die konstante bis leicht ansteigende Grundfrequenz des zittrig-geräuschhaften Lauts fällt vorwiegend in den Bereich von 4,5-5,0 kHz (Gesamtfrequenzspektrum 3,0-7,75 kHz). Die Silbenlänge variiert in den ersten 5 Lebenstagen zwischen ca. 0,08-0,46 s ($\bar{x}$ =0,33 s, n =11). Gleichzeitig mit dem Betteln suchen die noch blinden Nestlinge mit lateralen Kopfbewegungen. Im Unterschied zu anderen Eulenarten strecken Steinkauznestlinge dem futterbringenden Altvogel dabei — wie sperrende Singvögel — den weit geöffneten Rachen entgegen (SCHERZINGER 1971a)!

Mit zunehmendem Alter wird der Bettella ut kräftiger, rauher und länger. Er setzt mit fauchendem bis zischendem TSÜ bzw. TCHÜ ein und verebbt mit gedehnter, zittrig-säuselnder Endsilbe (TSÜ-ICHCHCH). Mitunter wird ein trillerartiges-stotterndes Eingangselement angefügt. Der geräuschhafte Laut hat eine Hauptfrequenz von 4,0-5,5 kHz (Gesamtfrequenzspektrum 2,0->8,0 kHz); auch Geschwister können unterschiedlich hoch rufen. Auffällig sind Frequenzsprünge der Schallintensität innerhalb einer Silbe (vgl. Abb. 1b/II). Die Dauer 6 vermessener Laute 12tägiger Steinkäuze variierte zwischen 0,48 und 0,68 s ($\bar{x}$ =0,56 s); einzelne Bettellaute können aber auch in diesem Alter schon über 1 s dauern. Nach BRANDS (1980) betteln Nestlinge mit einer Frequenz von etwa 20 Lauten/min. Für 20tägige Junge führt BRANDS (1980) einen dreisilbigen Bettella ut mit jeweils kräftigem Silbenanfang und leisem Ausklang bei fallender Tonhöhe an. Ab der 2.-3. Lebenswoche schwillt er zu rauhem CHSIJ oder SCHWÖ an (CHRIIE bei BRANDS 1980, CHRIIH bei BERGMANN & HELB 1982).

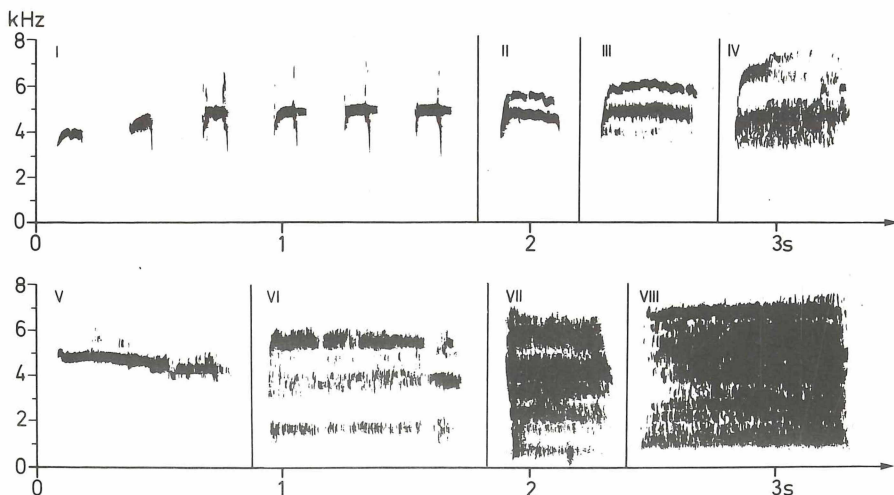


Abb. 2. Bettellaute der Jungvögel: I. 2 Tage vor dem Schlupf; II.-IV. dreitägiger Jungvogel (II. heiser fauchend, III. heiser zischend, IV. matt schnarchend); V. selten geäußelter, tonhafter Laut (4-5 wöchig); mit zunehmendem Alter werden die Laute durch Überlagerung mit Stimmföhlungslauten geräuschhaft-schleifend (VI.) bis rauh-zischend (VII.); VIII. »Bettelschnarchen« gegen Ende der Nestlingszeit.

Gegen Ende der Nestlingszeit treten zunehmend rauh-gedehnte und kräftig-rauschende Silben in den Vordergrund. Sie lassen sich wenigstens 3 Typen zuordnen (wobei es sich bei den 2 zuerst genannten Typen um Übergangsformen zum typischen Bettelschnarchen der Ästlinge handelt).

- a) **Zischend**-kräftige und hell-gedehnte Silben ohne heiseren Unterton (TSIECH; ab dem 20. Lebenstag; Hauptfrequenz und maximale Lautstärke bei ca. 4,5 kHz, Gesamtfrequenzspektrum: 4,0-6,5 kHz, Silbendauer bis zu 1 s);
- b) **Schleifend**-rauh-geblasene Silben, die in schwellendem Crescendo vorgetragen werden und grell wie weißes Rauschen klingen (TSCHSCH bei KEHRER 1972; ab 15. Lebenstag?; Hauptfrequenz und maximale Intensität 4,0-5,0 kHz, Silbendauer bei 0,7-0,94 s);
- c) **Bettelschnarchen** (Abb. 2/VIII): Für die Zeit des Nestverlassens und die ersten Wochen nach dem Ausfliegen ist ein schnarchend-rauh-gedehnter, weit hörbarer Bettellaut charakteristisch (»tiefes Atmen« bei HIBBERT-WARE 1936, heiser schnarchend bei MIKKOLA 1983; ab dem 20. Lebenstag?). Seine maximale Lautstärke erreicht dieser geräuschhafte Laut im Bereich von 3,8-7,0 kHz (Silbendauer ca. 0,5-0,9 s). In den ersten Wochen nach dem Ausfliegen werden die Silben oft zu minutenlangen monotonen Serien gereiht; maximale Intensität erreichen sie, wenn sich die Altvögel mit Beute nähern. Wie die anderen »Schnarch«- und »Kreisch«-Laute beginnt und endet das Bettelschnarchen abrupt. Trotz kürzerer Silben und gänzlich anderer Funktion ist eine akustische Unterscheidung von dem ebenfalls sehr geräuschhaften und eindrucksvollen Abwehrkreischen nicht immer möglich (vgl. 3.4.3; Abb. 8).

3.2.2 Fütterungslaut: ♂ und ♀, nasal-stotternder Stakkato-Triller (Abb. 3).

Zur Auslösung der Bettelreaktion bzw. Abnahme der Beute stimuliert das ♀ die Nestlinge mit einem stakkatoartig vorgetragenen »Gackern« (BRANDS 1980). Der Fütterungslaut variiert zwischen einem dumpfen UU-UUT (stimmhaftes Locken bei BRANDS 1980), einem trocken-nasalen, in rascher Folge vorgetragenen GEK-GOK-GOK-GOK und einem aus hart abgesetzten Einzelementen zusammengesetzten DARO-TO-TO-TO... DARO-TO-TO-TO, das oft unrhythmisch stotternd klingt. Nach BRANDS (1980) ist der entsprechende Laut des ♂ dunkler und tiefer. Das »Gackern« wird typischerweise mit Locken (vgl. 3.3.1), Bettel- und gelegentlich auch Schirklauten (»Zwitschern« bei BRANDS 1980; vgl. 3.5.5) kombiniert.

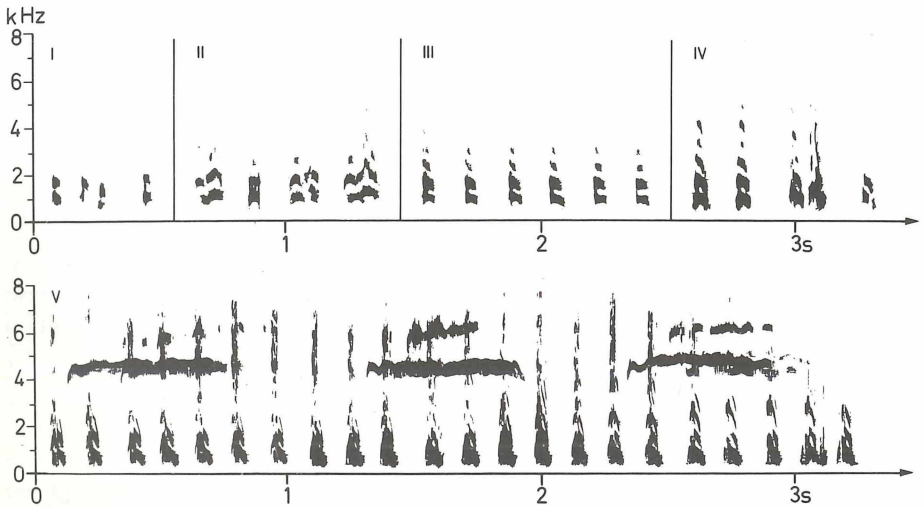


Abb. 3. Fütterungslaut: Stakkatoserie aus einsilbig-stumpfen (I) und mehrsilbig-kräftigen (II) Elementen; III. monoton gereiht, IV. unrhythmisch »stotternd«; V. Serie monoton gereihter Fütterungslaute des ♀ überlagert von Bettellauten der Jungen.

Die Grundfrequenz des markant modulierten, steil dachförmigen Elements (Abb. 3) liegt etwa zwischen 0,5 und 1,2 kHz (Hauptfrequenz 0,7-1,0 kHz). Wird der Laut hart und »monoton« gereiht vorgetragen, folgen die Elemente in regelmäßigen Intervallen von 0,16 s, was 6,3 Rufen/s entspricht (Elementdauer ($\bar{x} \pm s$) $0,06 \pm 0,01$ s, Variationsbreite 0,02-0,10 s, $n=295$; Intervallabstand $0,10 \pm 0,04$ s, $n=118$). In »stotternd« vorgetragenen Strophen variiert der Elementabstand (bei gleicher Elementdauer) zwischen ca. 0,02 und $\geq 0,20$ s.

Die beschriebenen Fütterungslaute wurden erstmals 2 Tage vor dem Schlupf gehört und typischerweise bis ins Alter von 2 (-3) Wochen regelmäßig vorgetragen (in Einzelfällen noch bei der Fütterung 4 Wochen alter Steinkäuze, bei älteren Jungvögeln hingegen bislang nicht mehr). Je nach Reaktion der Jungen äußert das ♀ Einzelemente, aus wenigen Lauten bestehende Sequenzen oder – bei Sättigung bzw. Freß-

unlust — minutenlange Serien. Die Nestlinge reagieren mit suchenden Kopfbewegungen, sperrendem Zuschlagen und Bettellauten. Nach BRANDS (1980) fliegt das ♂ auch dann »gackernd« in die Höhle, wenn es keine Beute bringt. Er schreibt dem »Fütterungslaut« zugleich eine Beruhigungsfunktion zu.

3.3 Paarinternes Locken

»Locken« und Stimmföhlung stellen den Kontakt zu Partner und Jungen im Nahfeld her. Charakteristisch sind geringe Lautstärke und ein breites Feld von Übergangs- und Mischformen. Locklaute stehen im Unterschied zu Stimmföhlungs Lauten vorwiegend im Funktionskreis der Fortpflanzung und werden überwiegend zur Zeit der Anpaarung und Balz geäußert (etwa im Zeitraum von November/Dezember bis April/Mai, vgl. Exo 1988). — Zum paarinternen Lautgeschehen ist ferner ein schriller Zwitscherlaut am Höhepunkt der Kopula zu zählen, der vermutlich einem modifizierten Schirken entspricht (HAVERSCHMIDT 1946) und deshalb bei den Aggressionslauten beschrieben wird (3.5.5).

3.3.1 Locken: ♂, ♀ (juv.); UU, HUU, GUÜ, GWAUU; weich flötend, oft klanghaft, meist verhalten geäußert (Abb. 4).

Locken wird gegenüber Partner und Jungen zur Beschwichtigung in Zusammenhang mit Balz, sozialem Kraulen, Kopulation, Höhlenzeigen, Beuteübergabe bzw. Jungenfütterung gebracht (vgl. Exo 1987, BRANDS 1980). Sein Auftreten ist damit im

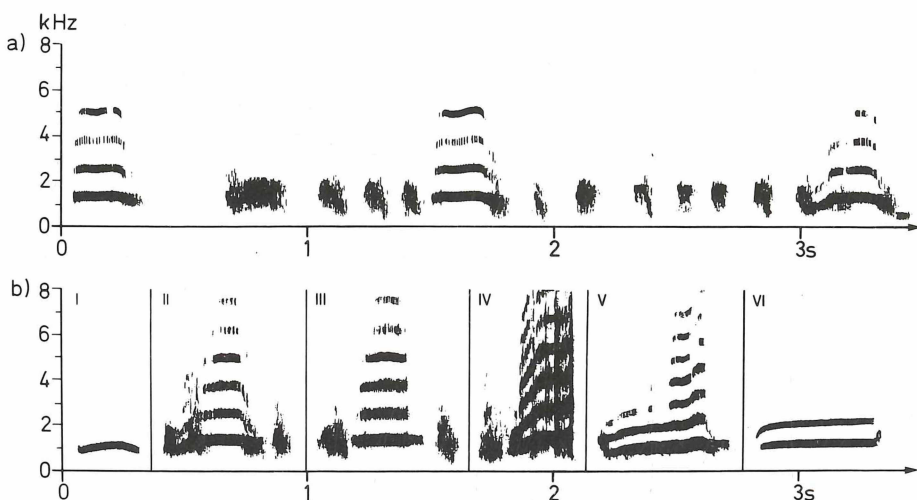


Abb. 4. Locken: a) Duett der Partner, Locken im Wechsel zum Bettellaut; b) unterschiedlich moduliertes Locken (I-IV) und Übergang zum Gesang (V), einfacher Gesang (VI).

allgemeinen auf die sexuell motivierte Balz-Phase beschränkt. Es wird einzeln oder in freier Folge, häufig im Duett mit dem Paarpartner geäußert (Abb. 4; »Zärtlichkeitsruf« bei HAVERSCHMIDT 1946). Als Locklaute lassen sich ein sanftes IU bzw. ein klangvolles HUU (HAVERSCHMIDT 1939, BRANDS 1980), ein weiches GJU, das in melodischem Glissando hochgezogen wird, ein dem Reviergesang ähnelndes GHUU bzw. GWJU oder ein erregtes GWAUU bis GUI zusammenfassen. Die Lautvielfalt ergibt sich einerseits aus fließenden Übergängen zum Reviergesang (vgl. 3.6), andererseits aus Kombination mit Fütterungs- und Erregungslauten (vgl. 3.2.2 bzw. 3.5.3). Eine situationsspezifische Zuordnung dieser Lautvielfalt ist nicht immer möglich.

Im Sonagramm können 2 Formen unterschieden werden: Ein »einfacher«, unmodulierter und ein modulierter Laut. Das einfache Locken stellt sich als schmales Horizontalband mit einer Hauptfrequenz im Bereich von 1,5-2,2 kHz dar (Variationsbreite 0,5-2,3 kHz), wobei die Laute der ♂ in der Regel geringfügig tiefer als die der ♀ sind (Differenz bei gut zugeordneten Lauten 0,1-0,2 kHz). Die große Variationsbreite dieser klanghaften Laute kommt durch Intensitätsverschiebung vom Grundton auf die erste Harmonische zustande. Die Silben dauern 0,18-0,38 s, sie sind nur selten in Serie gesetzt (Intervalldauer 0,12-0,73 s). Das modulierte Locken zeigt ein flach ansteigendes Eingangelement, mitunter auch ein abfallendes Schlußelement bzw. einen weich bogenförmigen Anstieg und Abfall. Solche Silben lassen ein weiches Glissando mitklingen. Bei Überlagerung mit dem Erregungslaut kommt es zu einer steileren Aufwölbung und grellem AU-Element im Mittelteil (z.B. GUAUU). Die Hauptfrequenz dieses Lauttyps liegt bei 1,0-1,3 kHz (Modulation 0,7-1,5 kHz). Die Silbendauer liegt mit 0,20-0,31 s im Bereich des einfachen Lockens. Typisch sind Übergänge vom Bettellaut zum Locken — wobei ein kurzer Bettellaut als Vorsilbe dem Locken angegliedert sein kann — vor allem bei den wechselvollen Sequenzen der Paarungseinleitung. Stark ansteigende Eingangelemente zeigen den Übergang des Lockens zum Reviergesang an.

Nestlinge äußern mit dem Locken vergleichbare Silben (GWU) bereits im Alter von 10 Tagen.

3.3.2 Tuckern: ♂ (♀?); TUK-TUK oder GO-GO guttural bis hämmernd.

Dieser rauhe und matte Stakkatolaut wird vom ♂ während der »Intimbalz« geäußert, er dürfte dem Fütterungslaut entsprechen (vgl. 3.2.2, BRANDS 1980). Verbunden mit dem Locken klingt er wie GJOU-TUK-TUK, in Kombination mit Erregungslauten wie GO-GO-MIAU. Wenn auch nur selten geäußert, scheint dieser Laut dennoch erwähnenswert, da er bei der verwandten Kanincheneule (*Athene cunicularia*) zu einem wichtigen Element im Reviergesang wurde (SCHERZINGER 1988).

3.3.3 »Bettellaute« der Altvögel: ♂, ♀; heiser-schleifend bis zwieland-schnarchend, fauchend kurz bis zischend gedehnt (Abb. 5a; TSIECH, SCHERZINGER 1980).

»Betteln« ist eine der häufigsten Lautäußerungen beider Geschlechter im Verlauf der partnerbezogenen »Intimbalz«, insbesondere während der Paarungseinleitung. Darüber hinaus fordert das ♀ sein ♂ durch infantiles »Betteln« zur Beuteübergabe

auf. Das ♂ äußert ein heiseres SCHRÄÄÄ bei der Beuteübergabe an das ♀ und ältere Junge (BRANDS 1980). Mindestens 3 verschiedene Typen können unterschieden werden: ein »einfaches« säuselndes Betteln, ein intensives, knautschend oder quiekendes Betteln und ein Bettelschnarchen. Gemeinsam ist allen 3 Typen ein geräuschhafter Charakter mit breitem Frequenzspektrum:

Der säuselnde Bettellaut CHSÜ (Abb. 5a/I, SCHRIE bei MEBS 1987) ähnelt weitgehend dem zittrig-säuselnden Stimmföhlungs-laut (3.1), bleibt aber stets geräuschhaft. Er wird im Duett der Partner abwechselnd mit dem Locken (GUU; 3.3.1) in sehr unterschiedlicher Form geäußert: fauchend-schleifend, heiser-pfeifend, rauh-krächzend, zwitschernd etc. (Abb. 5a). Zur Beuteübergabe und Paarungseinleitung wird dieser Laut in rhythmischer Folge rasch gereiht, wobei kurze und lange Silben in schnatternd-fauchenden Serien als heiseres Duett mit accellerierendem Tempo den wachsenden Erregungsgrad signalisieren (z.B. DCHÜ-DÜ-DÜ-DÜ-DCHÜ).

Der intensive Bettellaut (Abb. 5a/III) klingt knautschend, quiekend oder schmatzend. Die höchste Steigerungsform dieses Lautes ist ein schnarchend-heiseres »Stottern«, bei dem unterschiedlich lange Silben in variierenden Intervallen zu langen

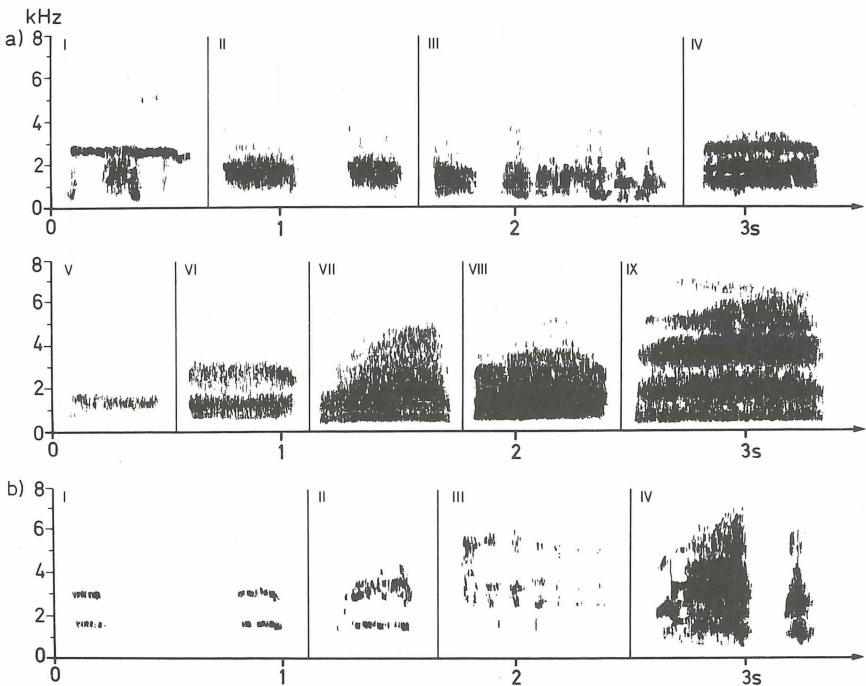


Abb. 5. Betteln und Zwilen der Altvögel: a) Betteln, stimmföhlungsartig einfach (I); knautschend-gepreßte (II), unrythmisch »stotternde« (III), heiser-gedehnte bis fauchende Silben (IV-VI); im Crescendo (VII) vorgetragene, kräftig-rauschende bis schleifend-gedehnte Silben bilden den Übergang (VIII) zum »Bettelschnarchen« (IX).

b) Zwilen, strukturell dem Betteln ähnlich, grell-gepreßt: I. quietschend-gepreßter »Stimmföhlungs-laut«; II. heiser, kräftige Silben, die durch grelles Crescendo zu geräuschhaftem Zwilen gesteigert werden (III und IV).

Strophen gereiht werden. Die heisere, kurzatmige Lautfolge der Kopulaeinleitung ist mit ihrem auf- und abschwellenden *Accelerando* und *Crescendo* derzeit nur unzureichend beschreibbar; selbst im Sonagramm kann der Urheber nicht immer zugeordnet werden.

Die 3. Lautform ist das »Bettelschnarchen« des ♀ (Abb. 5a/IX), es entspricht dem Laut der Jungkäuze (vgl. Abb. 2/VIII).

Ihrer geräuschhaften Ausformung entsprechend, ist für die Bettellaute ein breites Frequenzspektrum charakteristisch. Es reicht beim säuselnden Bettellaut von 0,4-3,7 kHz, mit maximaler Intensität im Bereich von 1,3-1,9 kHz (Abb. 5a). Der Laut ist wenig strukturiert und zeigt somit keine Modulation der Hauptfrequenzen. Die Silben des »stotternden« Bettelns liegen in einem ähnlichen Frequenzbereich: Gesamtfrequenzspektrum 0,5-3,0 kHz, maximale Intensität 1,0-1,8 kHz. Die Elementdauer variiert zwischen 0,02 und 0,22 s, der Elementabstand von 0,01-0,24 s. Das Bettelschnarchen stellt sich als kräftiges, breites Frequenzband dar (Gesamtfrequenzspektrum 0,3-5,0 kHz, maximale Intensität 1,5-1,9 kHz), die Silben dauern bis zu 2 s. Durch Überlagerung anderer Laute kann es reich moduliert sein; auffällig sind beispielsweise Übergänge vom Schnarchen zum Keckern (Abb. 7).

3.3.4 Zwielen: ♀ (♂?); heiser hervorgepreßter Quietschlaut, meist im *Crescendo* gedehnt (Abb. 5b).

Im Zusammenhang mit Paarungseinleitung und Höhlenzeigen äußert ein Altvogel (♀?) ein kräftig-nasales Zwielen. Der Klang dieses Lautes ist sehr variabel, er erinnert an heiseres *Crescendo*-»Betteln«, trägt jedoch im Gegensatz zu diesem die maximale Intensität auf der 2. oder 3. Harmonischen (Grundfrequenz ca. 1,4 kHz, maximale Intensität 2,0-2,9 bzw. ca. 5,3 kHz). Im Sonagramm zeigt sich aber ebenso eine Affinität zu Stimmföhlung und Locken (vgl. Abb. 1, 4). Einfaches Zwielen (schmales Frequenzband) wird in rascher unrythmischer Folge zur Strophe gereiht (wie »stotterndes« Betteln); komplexere Zwiellaute (breitbandig, steigende Intensität) treten im Duett der Partner im Wechsel mit Locken oder Erregungslauten auf. Der geräuschhafte Breitbandlaut überspannt Frequenzen von 1,2-6,0 kHz bei geringer Lautmodulation und dauert 0,29-0,60 s. Die Funktion des Zwieliens ist unklar, möglicherweise ist es eine Intensivierungsstufe des »Bettelns«.

3.3.5 Nestlocken: ♂; quietschend-gepreßte Silben, meist als kurze Stakkatoreihe (Abb. 9c).

Zum »Höhlenzeigen« (vgl. KÖNIG 1965) fliegt das ♂ ans Flugloch bzw. ins Höhleninnere und äußert Serien zickend-zwieliender Laute, die mit steigender Intensität zunehmend quietschend gedehnt und überschlagen werden. Das »Zicken« tritt meist unmittelbar nach der Kopula auf. Die Lautstruktur verweist auf eine Affinität des »Zickens« zum »Quieken« (vgl. 3.5.2). Bei kurzen Silben ist die Tonhöhe konstant, lange Silben verfügen über eine markant-hochgezogene, dünne Vorsilbe und ein kräftiges Schnalzen als Hauptsilbe (Abb. 9c). Die Hauptfrequenz der Vorsilbe

reicht von 1,0-3,3 kHz (Gesamtfrequenzspektrum 0,6-5,3 kHz). Im Gegensatz zum Toncharakter der Vorsilbe ist das Schnalzen klanghaft mit maximaler Intensität auf der 2. oder 3. Harmonischen (Grundfrequenz 1,0-1,4 kHz, maximale Intensität 1,5, 2,5 bzw. 5,3 kHz). Entsprechend breit ist das Frequenzband des Schnalz-Elementes: Das Gesamtfrequenzspektrum reicht von 0,8- >8 kHz. Die peitschenförmige Gesamtsilbe ist 0,24-0,35 s lang (Vorsilbe 0,11-0,29 s, Schnalzen 0,04-0,11 s).

3.4 Feindmeldung und -abwehr

Steinkäuze verfügen über ein reiches Repertoire an Alarm-, Abwehr- und Unlustlauten. Typische Alarmsignale sind kurz, grell und weittragend (vgl. CATCHPOLE 1979), die nahfeldorientierten Abwehrlaute hingegen zwielfend, fauchend oder schnarrend gedehnt. Junge Steinkäuze äußern gegen Ende der Nestlingszeit ein heiser gepreßtes »Quieken«. Da dieser Laut nicht nur bei Störungen sondern auch bei Raufereien zwischen Geschwistern auftritt und als intensivierte Unlust-»Bibbern« aufgefaßt werden kann, wird er im Funktionskreis »Innerartliche Aggression« (3.5.2) beschrieben.

3.4.1 Alarmlaut: ♂, ♀ und juv.; einsilbig: KJI, KJU, KJAU; zweisilbig: QUIJEP, KJU-KAU; »explosionsartig«, kurz, glatt (Abb. 6a).

Die in diesem Abschnitt beschriebenen Alarmlaute werden wie das »Keckern« in erster Linie während der reproduktiven Phase bei Störungen im Bereich der Bruthöhle geäußert. Bettelnde Jungvögel verstummen in der Regel direkt nach Erklängen des ersten Alarmlauts. Darüber hinaus treten Alarmlaute bei Erregungssteigerung im »Aggressivgesang« sowie beim Entdecken und Zufliegen auf Reviereindringlinge auf.

Bereits 24 Tage alte Nestlinge verfügen über den Alarmlaut; in diesem Alter klingt er noch dünn wie KJI oder KJI-KU. Ästlinge »warnen« wie Altvögel mit einsilbigem, kurz-explosiven KJAU oder zweisilbigem KJU-KAU. Der Laut variiert zwischen weichem fallenden KJU oder KJA (BERGMANN & HELB 1982) und hartem, bellenden KJAU; darüber hinaus kommen Übergangsformen zwischen Alarm- und Erregungslauten (MIJAU) vor. Bei Doppelsilben wird die 1. Silbe betont, die 2. fällt um eine Terz bis Quart ab (KJA-KU). Auf Distanz klingt der Laut mitunter wie JUHU oder KUKUCK (ILLNER in GLUTZ & BAUER 1980). Nach EXO (1987) entspricht der Alarmlaut besonders hart und kurz geäußerten Erregungslauten. Im Gegensatz zum Keckern (3.4.2), in das der Alarmlaut bei anhaltender Störung bzw. steigender Erregung oft übergeht, werden Alarmlaute nur selten zu längeren Serien gereiht (Intervalldauer etwa 0,5-1,2 s). Die Äußerung ist häufig mit typischem Vertikalknicksen oder hektischer Flucht verbunden.

Im Sonagramm stellt sich der Alarmlaut als steil-dachförmiges Element von nur 0,07-0,15 s Dauer dar. Die Hauptfrequenz liegt bei 0,9-1,5 kHz (Modulation 0,5-1,8 kHz), wobei die maximale Intensität auf der 1. Harmonischen, etwa zwischen 2 und 3,5 kHz, liegen kann.

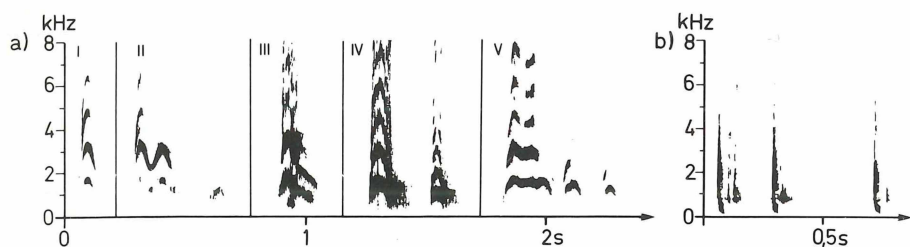


Abb. 6. Alarmlaut und Knappen: a) Alarmlaut; I. KEK, II. KJU. KEK, III. KAU, IV. KJU.KAU, V. KJU.I.PEP.PEP (I, II u. V Altvögel, III u. IV flügge Jungvögel); b) Schnabelknappen 30tägiger Jungvögel.

3.4.2 Keckern: ♂, ♀ und juv.; KEK-KEK-KEK grell, hart in Stakkatoreihe oder einzeln KEK, KIK, KIFF oder KWIFF (Abb. 7a).

Die Keckerstrophe ist eine Äußerung hochgradiger Erregung ((STADLER 1932, HAVERSCHMIDT 1946, EXO 1987; Alarmruf bei GEROUDET 1947), die sowohl bei Störungen im Bereich der Bruthöhle, Feindbegegnungen, territorialen Auseinandersetzungen als auch im Verlauf der Balz gegenüber dem Partner auftritt. Im Gegensatz zu den meisten anderen Lautäußerungen wird das Keckern auch relativ häufig im Flug vorgetragen: z.B. bei der Revierabgrenzung (PETZOLD & RAUS 1973), insbesondere beim Zufliegen auf Eindringlinge und der Verfolgung von Feinden (z.B. Katzen, Menschen im Bereich der Bruthöhle). STADLER (1945) beschreibt ein auf- und abschwingendes Keckern (KE-KI-KI-KA-KA) während des »Balzfluges«. Diese Lautäußerung ist aber weder dem territorial noch dem sexuell motivierten Funktionskreis der »Balz« zuzuordnen, sondern als Erregungslaut mit Alarmfunktion einzustufen. Junge Steinkäuze beherrschen das Keckern etwa ab dem 30. Lebenstag.

Durch sehr variable Rhythmik, verschiedene Klangfarben und Kombinationen mit anderen Lauten ist das Keckern in sich sehr uneinheitlich. Typischerweise wird ein KEK, KEK-KEK oder KEK-KEK-KEK in harter, rascher Stakkatoreihe vorgetragen, wobei die Einzelelemente klar abgegrenzt sind. Die harten und klanghaften Elemente haben einen flach-dachförmigen Tonhöhenverlauf (Abb. 7a); bei schneller Reihung kann der ansteigende Teil entfallen und das Ende verschliffen werden. Die Grundfrequenz des Stakkato-Keckerns liegt bei etwa 0,8-1,6 kHz (Modulation 0,5-2,0 kHz), wobei die maximale Intensität auch auf der 2. und 3. Harmonischen liegen kann, d.h. im Bereich von etwa 2-4,5 kHz. Die Rhythmik des Vortrags der nur 0,05-0,11 s langen Elemente ($\bar{x} \pm s$: $0,09 \pm 0,01$ s, $n=108$) ist äußerst variabel. Das Keckern kann in rhythmisch monotoner Folge geäußert werden (Intervalldauer 0,15-0,30 s), in Strophen mit je 3-5 (maximal 12) extrem schnell aufeinanderfolgenden Elementen (Intervalldauer 0,03-0,14 s), aber auch in lockerer variabler Folge mit Intervallen zwischen 0,03 s und mehreren Zehntelsekunden. Die ersten Elemente einer Strophe sind mitunter zeitlich abgesetzt und häufig lauter, tiefer und länger (BRANDS 1980, KE-KI-KEKEKEK bei KEHRER 1972). Zwischen den einzelnen Vortragsformen

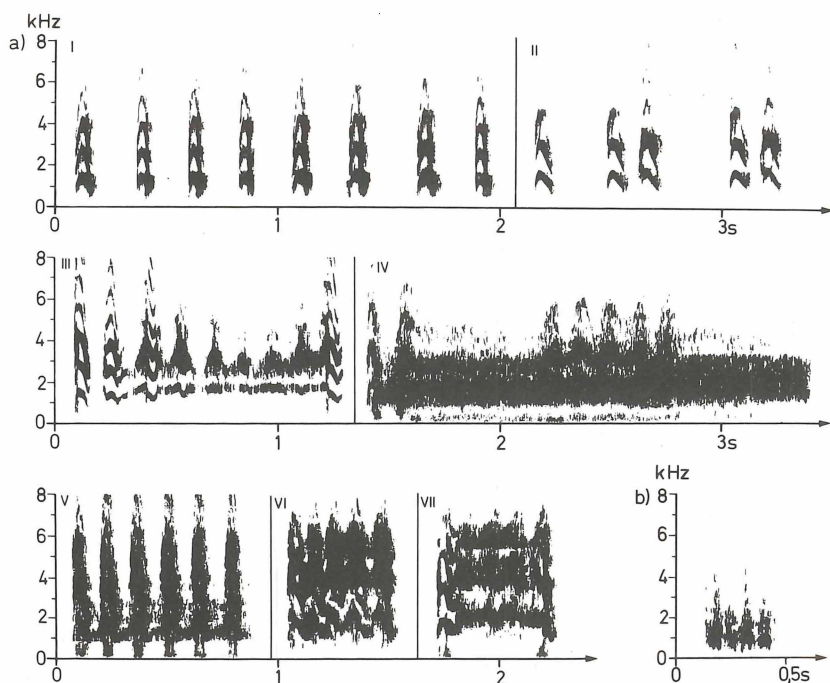


Abb. 7. Keckern und Prebeln: a) Keckern; I. typische Strophe greller, hart abgesetzter Stakkatolaut; breite Klangvielfalt ergibt sich durch rhythmische Gruppierung der Silben (II) oder Überlagerung mit Betteln oder Bettelschnarchen (III, IV), wobei die Einzelsilben zunehmend heiser verschliffen werden können (V-VII); b) Prebeln.

kommen alle denkbaren Übergänge vor, wobei die Elementlänge mit zunehmendem Affekt verkürzt wird (Exo 1987). Die höchste Intensität erreicht dieser Lauttyp bei der Reihung schneidend-scharfer Einzelsilben, wie sie z.B. bei Annäherung von Katzen vorgetragen werden. Kurze und schnell gereifte Strophen können auch wie Wasserfroschgesang (*Rana esculenta*) oder Teichhuhnalarm (*Gallinola chloropus*) klingen (»Schettern« bei STADLER 1945, GRIRK bei PETZOLD & RAUS 1973, trillern-des »Schnattern« bei MIKKOLA 1983).

Von dem monoton und in kurzen Stakkato-Elementen geäußerten Keckern lassen sich verschiedene andere Formen unterscheiden: z.B. ein zeternd-heiseres und ein schnarchendes Keckern, in beiden Fällen werden die Einzelelemente verschliffen. Dabei sind die Intervalle mit 0,02-0,03 s sehr kurz, beim schnarchend-verschliffenen Keckern fallen sie meist ganz aus. Die Elemente sind hingegen heiser gedehnt, meist geräuschhaft strukturiert und mit 0,09-0,12 s entsprechend länger; eine Strophe dauert ca. 0,5 s. Das schnarchend-schleifende Keckern entstammt vermutlich einer Überlagerung von Keckern und Bettelschnarchen. Als Sonderform ist ferner ein

durch Keckern verzittertes Schnarchen herauszustellen, das mit einer Grundfrequenz von 2,1-2,5 kHz deutlich höher liegt als »schnarchendes« Keckern (maximale Intensität bei 4,2-4,3 kHz) und durch seine Geräuschhaftigkeit auffällt. Daneben gibt es ein zwielend-zeterndes sowie blubbernd-rasches Keckern (stumpfe Einzellemente). Das Keckern wird vielfach mit anderen Lauten verknüpft; häufig sind z.B. Übergänge zum Erregungslaut MIAU (vgl. EXO 1987). Auffällig sind die Kombinationen mit Lauten aus ganz verschiedenen Funktionskreisen: So kann Säuseln in heiseres Keckern überleiten; ähnlich klingt ein heiser zischendes Keckern, dem vermutlich Quieken unterlegt ist. Daneben gibt es ein kreischendes Keckern (überlagert mit Abwehrkreischen). Diese Lauttypen sind oft schwer interpretierbar und lassen sich z.T. nur spekulativ den diskreten Lauten zuordnen, zumal bisher keine situationspezifischen Funktionen erkannt werden konnten. Vorwiegend im Rahmen innerartlicher Aggression der Paarpartner wird ein weich-perlendes bis heiser-schnatterndes Keckern eingesetzt (Elemente ohne Stakkatoeffekt heiser und rasch sprudelnd zu kurzen Strophen verschliffen). Dieser Lauttyp ist als »Prebeln« unter 3.5.4 beschrieben (»ZUBB-ZEBB« Wachtelschlag bei STADLER 1945/46), ist aber sicher mit dem Keckern homonom.

3.4.3 Abwehrkreischen: ♀ und juv. (♂?); anhaltende und lautstark verschliffene Strophe aus rauschend-kreischenden bis schnarchenden Silben (Abb. 8).

Bei heftigen Störungen an der Bruthöhle, z.B. dem Eindringen eines Raubsäugers bzw. einer menschlichen Hand, kreischen Junge (ab der 3. Lebenswoche ?) und ♀ in langen, auf- und abschwellenden Strophen. Sobald ein Jungvogel zu kreischen beginnt, fallen die übrigen in der Regel mit ein. Durch das abwechselnde Einsetzen der Individuen entsteht ein äußerst eindrucksvoller, lang anhaltender, ständig an- und abschwellender Defensivlaut. Dieser ähnelt frappant dem analogen Laut der Schleiereule (*Tyto alba*; vgl. BÜHLER & EPPL 1980). Im homologen Laut der Kanincheneule wurde er zur Klapperschlangen-Mimikry spezialisiert (ROWE, LOSS & OWINGS 1986, vgl. 5.2). Das Abwehrkreischen dient in erster Linie der Einschüchterung von Brutstörern (»kratzendes Abwehrzischen« FFSST bei STADLER 1932). Unter Volierenbedingungen wurde es darüber hinaus auch bei Verfolgungsflügen von Paarpartnern beobachtet (EXO 1987), funktional ist es aber nicht der Balz zuzuordnen (vgl. MIKKOLA 1983). Abwehrkreischen tritt häufig in Verbindung mit Alarmlaut, Keckern und Schnabelknappen auf (EXO 1987).

Während des defensiven Kreischens drücken sich die Jungen entweder flach in die Nestmulde oder sie lehnen sich rückwärts an die Höhlenwand. Bei Intensivierung bzw. unmittelbarer Annäherung des Störers lassen sie sich auf den Rücken fallen und wehren sich heftig durch Zuschlagen mit vorgestreckten Fängen (vgl. Kanincheneule, SCHERZINGER 1982).

Seinem geräuschhaften Klangcharakter entsprechend umfaßt das Abwehrkreischen ein enorm breites Frequenzspektrum: 0,3- > 8 kHz (Abb. 8). Charakteristisch sind darüber hinaus das abrupte Einsetzen und ein ebensolch abruptes Ende. Die Silbendauer variiert zwischen 0,3 und 1,6 s. Häufig werden kurze Vor- und Nachsilben

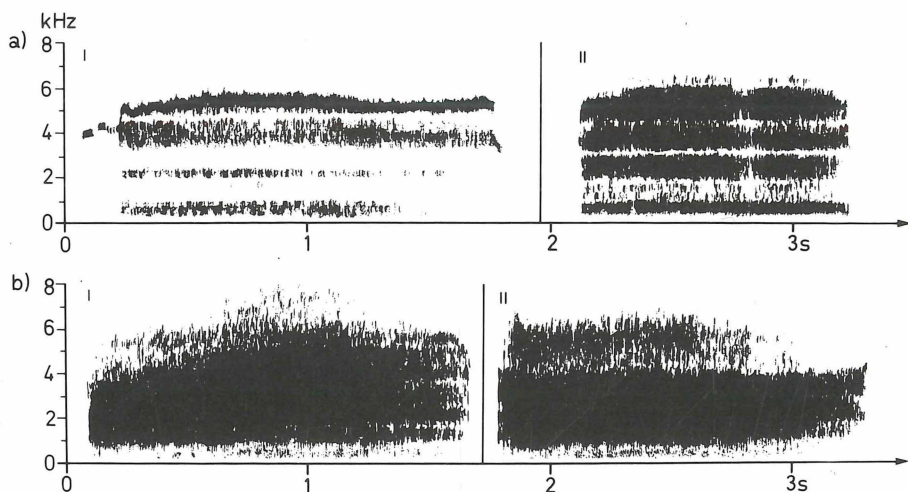


Abb. 8. Abwehrkreischen: a) Jungvögel; wegen der stufenlosen Übergänge vom Betteln zum Abwehrkreischen ist die Zuordnung nicht immer eindeutig (vgl. Abb. 2); b) Altvögel; die Laute klingen meist dunkel rauschend (II); charakteristisch ist ein Wechsel von Crescendo (I) und Diminuendo.

angefügt, diese können mit rudimentärem »Quieken« (Vorsilbe Quieken, Nachsilbe Schnalzen) oder »Betteln« (heisere Vorsilbe, meist kurze Endsilbe) verglichen werden. Während die Grundfrequenz des mit einem Quieken verbundenen Kreischelements bei 0,7-1,7 kHz liegt, zeigt das Kreischen mit Bettellaut eine maximale Intensität auf der Harmonischen bei 5,3-5,5 (5-6) kHz. Die rudimentären Endsilben liegen hingegen bei 3,2-4,0 kHz und haben Toncharakter mit entsprechend schmalen Frequenzband.

Der Vergleich der juvenilen Lauttypen »Stimmföhlung«, »Betteln« und »Fauchen« (vgl. Abb. 1, 2) mit dem Abwehrkreischen der Jungvögel (Abb. 8a) läßt nicht nur eine breite Palette von Übergangsformen erkennen sondern macht deutlich, daß der kreischende Defensivlaut durch Superposition von zumindest »Stimmföhlung« und »Fauchen« entstanden sein dürfte. Vermutlich sind gleichzeitig Elemente des »Betteln« und »Quiemens« überlagert, was bei der breitbandigen Schwärzung des entsprechenden Lautes der Altvögel nicht mehr ablesbar ist (Abb. 8b).

Trotz unterschiedlicher Funktionen ist das Abwehrkreischen — auch im Sonogramm — nicht immer klar vom Bettelschnarchen unterscheidbar. Beide Laute treten in hell-zischenden und dunkel-rauschenden Phasen auf, doch ist für das Abwehrkreischen ein dauernder Wechsel zwischen Crescendo und Diminuendo typisch.

3.4.4 Schirken: ♂, ♀ und juv.; kurze, gepreßt sirrende SRRT oder TSCHIRR-Silben.

Schirken ist eine typische Angst- bzw. Unlustäußerung aller *Strigidae*. Es tritt bei zwischen- wie innerartlichen Kämpfen, bei extremer Feindannäherung (Steinkauz z.B. gegenüber Waldkauz (*Strix aluco*) oder Uhu (*Bubo bubo*)) und mitunter auch bei

Manipulationen von Eulen in der Hand auf. Bei Steinkauznestlingen wurde es erstmals am 21. Lebenstag beobachtet (ILLE, R., briefl. Mitt.). BRANDS (1980) notierte ein helles »Zwitschern« des ♀ in Konfliktsituationen während der Fütterung von Nestlingen (»Konfliktgesang«). Dieses »Zwitschern« dürfte einem zarten Schirken entsprechen. Vermutlich leitet sich auch das Kopulazwitschern vom Schirken ab (vgl. 3.5.5).

3.4.5 Fauchen: juv. (ad.?) ; stimmlos bis zischend (Abb. 1b).

WENDLAND (1967) stuft das Fauchen als unspezifische Basis der Phylogenie stimmlicher Äußerungen der Eulen ein. Nestlinge äußern diesen expressiv hervorgestoßenen Abwehrlaut etwa ab dem 10. Lebenstag (?), z.T. wenn sie überraschend gegriffen werden. Im Vergleich zu den übrigen Abwehrlauten wird das Fauchen nur selten geäußert, für Altvögel wurde es bisher nicht bestätigt (MEYLAN & STADLER 1930 erwähnen ein Fauchen bei »Wut«). Möglicherweise ist dieser Laut in den diversen Schleif- und Schnarchlauten aufgegangen. Die sonographische Darstellung (Abb. 1b) bestätigt die strukturelle Ähnlichkeit des Fauchens mit dem Bettel- bzw. Stimmföhlungslaut der Jungen, mit denen es zum Kreischen überlagert werden dürfte. Die Hauptfrequenz liegt vorwiegend zwischen 4,5 und 6 kHz, die Silbendauer zwischen 0,5 und $\geq 2,4$ s.

3.4.6 Knappen: ♂, ♀ und juv.; kurzer Instrumentallaut, hart knackend, in rascher Folge auch prasselnd (Abb. 6b).

Das Schnabelknappen ist ein typischer Abwehrlaut der *Strigidae* (HEINROTH 1924, RUNTE 1954), der auch in Verbindung mit Fauchen bzw. Abwehrkreischen oder Keckern geäußert wird. Insbesondere Jungvögel tragen den Laut bei Störungen oft in schneller Folge, mit nur wenigen Zehntelsekunden Abstand vor, wobei der Feind häufig knicksend fixiert wird. Wie das Keckern wird das Knappen auch im Flug vorgetragen (HAVERSCHMIDT 1939). Außerhalb des Feindverhaltens tritt es bei Unlustreaktionen auf. Nach HOSKING & NEWBERRY (1945) »klicken« Steinkäuze auch im Rufduett mit dem Partner. Jungvögel knappen bei Störungen spätestens ab dem 10. Lebenstag. Als Klicklaut überspannt es ein breites Frequenzspektrum, seine lautesten Komponenten fallen in den Bereich bis etwa 3 kHz (Abb. 6b). — Erzeugt wird das Knappen durch Aufeinander schlagen von Ober- und Unterschnabel. Einige Autoren (z.B. GOOCH 1940, HAVERSCHMIDT 1946) beschreiben es fälschlicherweise als »Zungenschnalzen« (vgl. SCHERZINGER, J. Orn. 130, 1989).

3.5 Innerartliche Aggression

Dieser Abschnitt faßt Laute der Rivalenabwehr, aggressionsbetonter Konflikte der Paarpartner wie auch unspezifische Unlustäußerungen zusammen, soweit diese auch bei innerartlichen Konflikten auftreten. Die Laute sind meist gellend laut, schrill und kurzsilbig und ähneln damit Alarmlauten, mit denen sie zum Teil homonom sein dürften.

3.5.1 Bibbern: juv.; zittrig-winselndes bis dünn-knautschendes UI, meist in rascher Serie (Abb. 9a).

Bibbern ist eine typische Unlustäußerung kleiner Nestlinge (Bezeichnung nach KÖNIG 1968), die bei Unterkühlung, Kontaktverlust und Hunger ebenso wie bei derben Stößen des ♀ oder der Geschwister gebracht wird (»Wimmern« bei HEINROTH 1926/27). In Brutpausen sowie beim Wenden der Eier wurde es erstmals 2 Tage vor dem Schlupf gehört. Gegen Ende der 3. Lebenswoche wird das Bibbern von dem funktional adäquaten »Schirken« (3.4.4) abgelöst. Das knautschende Bibbern geht als solches verloren, dürfte aber im Unlust-Quieken erhalten sein.

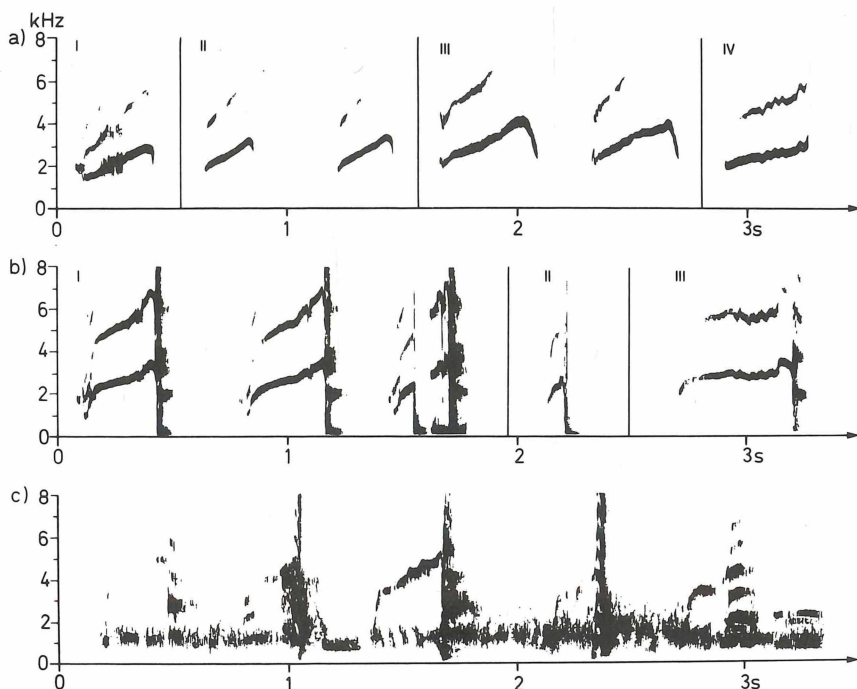


Abb. 9. Bibbern, Quieken, Nestlocken: a) Bibbern 1 Tag vor dem Schlupf (I); 2 Wochen (II), 3 Wochen (III) und 5 Wochen (IV) alter Jungvogel;

b) Quieken; I. zeternd, schrille Serie; II. kurz schnalzend, III. lang gedehnt;

c) »zickendes« Nestlocken des ♂.

Die typische Form des Bibberns stellt sich im Sonagramm als steil ansteigender, klar abgegrenzter und am Ende abrupt abfallender Ton dar (Abb. 9a). Die Schlußsilbe zeigt häufig das steil fallende Element des Quiekens (3.5.2), was dem Laut eine typische Peitschenform verleiht. Die Grundfrequenz des Bibberns deckt ein sehr breites Frequenzspektrum ab und liegt vorwiegend zwischen 1,5 und 3,0 kHz. (Gesamtfrequenzspektrum 0,5-4,5 kHz). Die im Mittel etwa 0,4 s langen Silben (0,3-0,6 s) werden meist in rascher Serie, mit einem Silbenabstand von 0,24-0,78 s ($\bar{x}=0,42$ s, $n=71$) vorgetragen.

3.5.2 Quieken: ♂, ♀ und juv.; UIIET, UIK, ZWUI (vgl. ULLRICH 1973, SCHERZINGER 1980); quiekend-knautschender Laut, zweisilbig mit schnalzendem Schlußelement (Abb. 9b).

Quieken ist ein typischer Abwehr- bzw. Unlustlaut, der bei Streitigkeiten zwischen Nestlings-Geschwistern, seltener zwischen Paarpartnern, in Verbindung mit Beknabbern oder Kraulen sowie bei der Kontaktsuche und mitunter auch bei Störungen auftritt (»Meerschweinchenquieken« bei HEINROTH 1926/27, »Kinderschreien« bei HUBL 1952). Er wird häufig in Kombination mit anderen Abwehrlauten (Knappen, Fauchen, Kreischen) gebracht. Quieklaute werden einzeln, meist aber in stereotypen Serien geäußert (Intervalldauer 0,11-0,95 s). Diese Lautäußerung ist für die Nestlingszeit typisch (BRANDS 1980), kann aber auch von Altvögeln gehört werden. Serien hochgezogener Knautsch- und Quieklaute können nicht immer gegen das Zwielen (vgl. 3.3.4) abgegrenzt werden und dürften einem intensivierten »Bibbern« entsprechen.

Unterschieden werden kann zwischen 2 Formen (Abb. 9b): einem einfachen, einsilbigen Quieken und einem zweisilbigen mit schnalzendem Schlußelement. Das einfache Quieken stellt sich im Sonagramm als 0,12-0,60 s langer Ton mit flach moduliertem Anstieg dar (Hauptfrequenz 1,8-3,2 kHz, Modulation 1,5-3,6 kHz, Gesamtfrequenzspektrum 1,0-7,0 kHz). Die Struktur ist mit der des Stimmföhlungs-lauts bzw. Jungenbettelns vergleichbar. Auffälliger ist das zweisilbige Quieken mit schnalzendem Schlußelement, das eine extreme Modulation bei kurzer Signaldauer zeigt: Das Eingangselement steigt als dünner Ton steil an von 1,0-1,5 kHz auf 3,5 kHz (Gesamtfrequenzspektrum 0,8-7,0 kHz), dauert 0,30-0,48 s und geht abrupt – ohne Pause – in das nur 0,04-0,09 s dauernde Schnalzen über. Dieser kräftige, meist klanghafte Laut hat seine Grundfrequenz bei 1,5-2,8 kHz, wobei die maximale Intensität auch auf der Harmonischen bei 3,5-4,0 kHz liegen kann. In Einzelfällen entsteht dadurch ein quietschender Diphthong!

3.5.3. Erregungslaute/»Aggressivgesang«: ♂, ♀ und juv.; JAU, MIAU, KWIAU, MIJI; gellend, schneidend, häufig in lauten Serien, wobei das erste (I) oder letzte (AU) Element betont wird (Abb. 10).

Die in ihrer typischen Form grell klingenden und weit tragenden Erregungslaute sind Ausdruck innerartlicher Konflikte. Sie werden bevorzugt während der territorialen Phase im Herbst sowie zur Zeit der Anpaarung geäußert, können aber auch zu allen anderen Jahreszeiten gehört werden (vgl. EXO 1988). Dementsprechend bezeichnen STADLER (1945/46) und HAVERSCHMIDT (1946) das »Miauen« als »Hauptruf« des Steinkauzes; STADLER (1945/46) schreibt ihm Alarmcharakter zu (»Warn-Gesang«). ♂ und ♀ tragen Erregungslaute u.a. in folgenden Situationen vor: spontan, zu Beginn der abendlichen Aktivitätsphase, bei Ortswechsel, als Reaktion auf Rufe eines Nachbarn oder Partner, als Steigerung des Balzgesanges bei der Paarungseileitung, unmittelbar nach der Kopula, mitunter auch beim Höhlenzeigen (STADLER 1932, GÉROUDET 1947, ILLNER in GLUTZ & BAUER 1980, EXO 1987). Bereits 3 Wochen alte Nestlinge verfügen über ein entsprechendes GUAU oder WAU.

Die Klangfarbe des Erregungslautes variiert erheblich (Abb. 10a): von einem einfachen, weichen JAU, einem weichen, pfauenartigen MÜAU (Betonung auf AU), über ein grell aufschreiendes MIAU zu schneidend schrilltem GIAU, MIJAU, MLJAU oder MIJA (Betonung auf I). Noch greller klingen die Silben BWJII, MIJI, IJI (Betonung jeweils auf dem Anfangselement). Mit steigender Erregung werden die Silben und Intervalle verkürzt, gleichzeitig gewinnen höhere Frequenzen zunehmend an Bedeutung, so daß die Laute heller und schärfer klingen (Exo 1987). Der Schnabel ist beim Schreien meist weit geöffnet. Die Erregungslaute werden häufig mit anderen Lauten kombiniert bzw. von diesen überlagert; so entstehen mehrsilbige Lauttypen wie GUIAU (Übergang vom Gesang), GO-GO-JAU (Übergang vom Tuckern), ein bis zu 4silbiges GCHO-CHO-CHO-GUAU (Kombination mit stotterndem »Beteln«) oder bei Kombination mit Keckern oder Locken Laute wie GWJU, GUAU oder GUOAU. Grelle MIJU-Laute zeigen Eingangselemente des Quiekens. Die mannigfaltigen Variations- und Kombinationsmöglichkeiten erklären die unterschiedlichen Beschreibungen und Schreibweisen: z.B. GIOU (Stadler 1932), scharfes

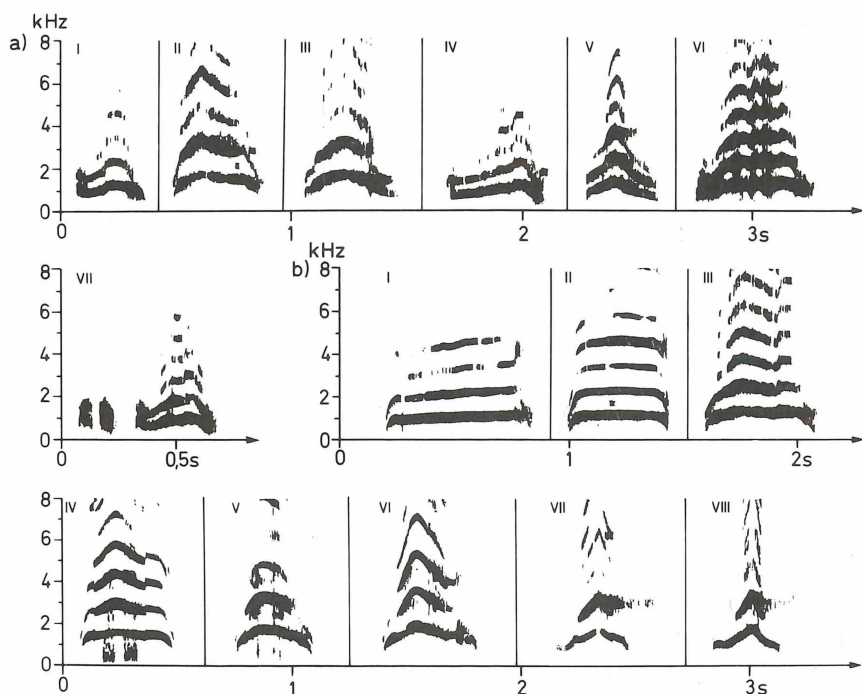


Abb. 10. Erregungslaute und »Aggressivgesang«: a) Erregungslaute: einfaches JAU (I), grelles MIJA (II), MLJAU (III), MIJAU (IV); schrilles MLJJI (V); zweisilbiges MLJJIJAU (VI); mehrsilbiges GO.GO.DAU durch Kombination mit Tuckern (VII);

b) »Aggressivgesang«; Phasen der lautstarken Abfolge: I. »einfacher« ♂-Gesang, II. Gesangssilbe mit Intensitätsmaximum im Zentrum, III. modulierter Gesang, IV.-VIII. zunehmend verkürzte und stärker modulierte Erregungslaute, die strukturell letztlich an Alarmlaut und Keckern erinnern (vgl. Abb. 6 und 7).

WHIRROU (MIKKOLA 1983), kiebitzartiges IWIDD (STADLER 1945/46), KIUT oder KUWITT (WÜST 1986, KEHRER 1972, KLEINSCHMIDT 1934, NIETHAMMER 1938) oder KII-WICK (HOSKING & NEWBERRY 1945).

Der einfachste Lauttyp (JAU) ist einsilbig und wenig moduliert; mitunter ist ein kurzes, fallendes Eingangselement vorgeschaltet (Abb. 10a). Wie alle Erregungslaute hat der Laut Klangcharakter, wobei die maximale Intensität auf die Grundfrequenz fällt (1,0-1,5 kHz, Modulation 0,5-1,8 kHz, Silbendauer 0,18-0,36 s). Die Lautstruktur ist mit der des »Lockens« (Abb. 4a) vergleichbar. Die vorliegenden Daten deuten darauf hin, daß der JAU-Typ mit fallendem Eingangselement für das ♀ und der IIAU-Typ mit allmählichem Frequenzanstieg für das ♂ typisch sind. Bei letzterem zeigt sich zugleich eine gleichmäßigere Energieverteilung und längere Silbendauer. Am häufigsten sind MIAU-Typen (MIJA, MIAU, MLIJAU, MIJAU); die Betonung kann auf Eingangs-, Mittel- oder Endteil fallen. Sie sind stärker moduliert (Modulation 0,5-2,0 kHz) und in der Regel obertonreicher als der JAU-Typ. Die Grundfrequenz liegt im Bereich von 0,8-1,8 kHz, wobei die maximale Lautstärke in Grundfrequenz und Harmonischer jeweils auf die höchsten Frequenzbereiche fällt. Teilweise treten Intensitätssprünge von der Grundfrequenz auf die 1. Harmonische auf (Modulation 0,5-3,7 kHz). Die Silbendauer variiert zwischen 0,22 und 0,48 s, mehrsilbige Erregungslaute sind bis zu 0,62 s lang. Andauernd lange MIAU-Serien werden von ♂ und ♀ sowohl bei territorialen Auseinandersetzungen als auch z.T. bei der Paarungseinleitung (Vortrag im Duett) geäußert, wobei die Rufe der ♀ eher leiser und weicher klingen. Bei rascher Reihung folgen etwa 20-36 Silben/min, kurzfristig kann der Abstand weiter verkürzt werden (EXO 1987, Intervalldauer 0,22- > 1 s). Erregungslaute werden einzeln oder in langen, aufpeitschenden Serien meist von exponierten Warten aus, z.T. auch im Fluge (HOSKING & NEWBERRY 1945) vorgetragen. Eine besondere Sequenz solcher Laute bringt der »Aggressivgesang«: Im typischen Fall geht der im Crescendo gesteigerte Reviergesang des ♂ (GHUK) in grelle Erregungslaute über (GUIAU, KWIAU), und endet mit schrillen MIAU oder MIJISilben (STADLER 1945/46, Abb. 10b). Solche »Strophen« setzen sich aus bis zu 60 Silben zusammen und werden mit mehrminütigen Pausen bis zu 50mal wiederholt (ILLNER in GLUTZ & BAUER 1980, PETZOLD & RAUS 1973), wobei diese äußerst auffällige und charakteristische Lautreihe an jeder Stelle abgebrochen und neu begonnen werden kann. Die gesamte Lautfolge umschreiben PETZOLD & RAUS (1973) mit: Ruhiges GUUUK — heftiges KWIU, KIAU — sehr heftiges KUWIFF, KIFF und bezeichnen diese Kombination aus »Guhken«, »Miauen« und »Kiffen« als »Balzreihe«. Wegen dieses Zusammenhanges sieht EXO (1978, 1987) die Erregungslaute sogar als Bestandteil des Reviergesanges an. Den Erregungslauten liegt aber eine rein aggressive Motivation zugrunde, wie sie für »Aggressivgesänge« vieler monogamer und territorialer Eulenarten typisch ist (z.B. Wald- (*Strix aluco*) und Habichtskauz (*S. uralensis*) in SCHERZINGER 1980, Glaucliden in SCHERZINGER 1970 bzw. in Vorb.), weshalb hier für den strophigen Aufbau affektvoller Erregungslaute der Terminus »Aggressivgesang« eingesetzt sei. Für eine vergleichbare Situation beim Steinkauz spricht die hohe Affinität der Laute von Revier- und Aggressivgesang sowie der fließende Übergang zwischen diesen Lauttypen.

3.5.4 Prebeln: ♂, ♀ (juv.?); rasch perlende bis (weich) schnatternde Lautfolge (Abb. 7b).

Prebeln entspricht einer matt-verhaltenen Keckerstrophe und wird vorwiegend bei Auseinandersetzungen der Paarpartner, auch nach der Kopula, bei der Rivalenabwehr und bei Störungen am Brutplatz geäußert. Im Gegensatz zum Keckern sind die Einzelelemente nicht stakkatoartig abgesetzt, sondern zu einer lockeren Strophe verschliffen und in wesentlich rascherer Folge gereiht. Prebeln klingt meist geräuschhafter und wird bedeutend leiser vorgetragen als das sich funktional anschließende Kecker-Schnarchen (3.4.2), was für innerartliche Konflikte ebenfalls typisch ist. Die hier mit Prebeln bezeichnete Lautäußerung dürfte der von STADLER (1932) beschriebenen, aus rasch gereihten Doppelementen (DIPP-DEPP bzw. ZUBB-ZEBB) bestehenden »Schimpfreihe« entsprechen, die zur Serie gereiht wie QUE-PAPAPAB klingt (ILLNER, H., briefl. Mitt.).

Die einzelne Strophe besteht in der Regel aus etwa 4 je 0,05-0,07 s dauernden Elementen. Die Intervalle zwischen den Elementen sind nur etwa 0,02-0,04 s lang, durch Verschleifen zu einem trillerartigen Laut entfallen sie häufig ganz. Die Gesamtsilbe dauert, je nach Elementzahl, 0,14-0,28 s. Häufig wird ein kurzer Bettel-laut (Stakkato-Betteln bzw. »Stottern«, s. 3.3.3) als Vorsilbe unmittelbar angefügt. Die Hauptfrequenz des Prebelns liegt im Bereich von 0,7-1,1 kHz, die der Vorsilbe zwischen 1,3 und 2,2 kHz (Gesamtfrequenzspektrum 0,5-2,6 kHz).

3.5.5 Kopula-Zwitschern: ♂; zittrig-trillernd bis dünn pfeifend; stark modulierte, aus mehreren Elementen bestehende Silbe am Höhepunkt der Begattung (Abb. 11).

Nach einer langen, meist mehrminütigen Einleitungsphase, bei der ♂ wie ♀ in auf- und abschwelldem Duett Bettel-, Lock- und Erregungslaute in akzellerierendem Crescendo vortragen, springt das ♂ zur Kopula auf den Rücken des ♀ (vgl. HAVERSCHMIDT 1946). Unter heftigem Flügelschlagen erfolgt die Begattung, dabei ist in der Regel von einem der Paarpartner ein pfeifendes, zirpendes Zwitschern zu hören. Pro Paarung wird stets nur ein solcher Laut gebracht. Wegen der Hektik der Bewegungen und der Fülle gleichzeitig geäußelter Laute kann der Urheber meist nicht eindeutig zugeordnet werden. HAVERSCHMIDT (1939, 1946) beobachtete das schnelle »Piepsen« bzw. grelle »Schirken« vom ♀, HAGUE (1969) ordnete die hellen Rufe ebenfalls dem ♀ zu. Den Freilandbeobachtungen stehen Beobachtungen von ANGYAL & KONOPKA (1975) an einem handaufgezogenen ♂ gegenüber: Dieses brachte das Kopulazwitschern bei Begattungen auf der Hand als Ersatzobjekt. Da die Laute immer nur von einem Partner gehört wurden, dürfte das Zwitschern dem ♂ eigen sein.

Die Klangfarbe des Kopula-Zwitscherns reicht vom zittrig-dünnen Pfeifen, hohem, feinen Trillern bis zur schirkend-weichen Strophe. Das Sonagramm (Abb. 11) zeigt einen stark modulierten Triller mit tonhaftem Frequenzband bei einer Grundfrequenz von 4,5-6,7 kHz (Gesamtfrequenzspektrum 3,4-7,3 kHz). Die Silbenlänge variiert zwischen ca. 0,40 und 0,95 s ($\bar{x}=0,63$ s, $n=12$), die zum Triller gefügten Einzelelemente sind 0,01-0,04 s lang. Dauer und Modulationsausmaß hängen vom Verlauf des Zwitscherns ab; die Grundfrequenz kann gleich bleiben, an- oder absteigen.

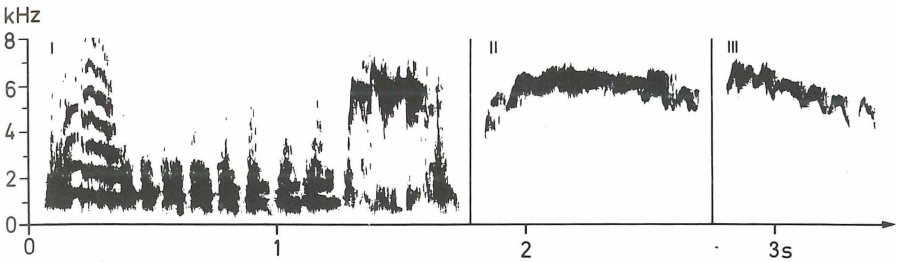


Abb. 11. Kopulazwitschern: I. Duettserie aus Locken, Betteln und Kopulazwitschern (kurze, schnarrende Silbe); II. lange, auf- und absteigende Silbe; III. kräftig trillerndes Zwitschern mit fallender Tonhöhe.

Typisch sind ein kurzer, steiler Anstieg und flacher Abfall der Trillersequenz. Die vergleichsweise hohe Frequenz und die zitterige Struktur machen die Interpretation dieses Zwitscherlautes als ein intensiv überblasenes »Schirken« wahrscheinlich (vgl. 3.4.4).

3.6 Gesang/»Glissandogesang«: ♂ und ♀; Serie einfacher UUU- bis weich gezogener GHUUK-Silben in ansteigendem Glissando (Abb. 12).

Der mit »GHUK« oder ähnlich umschriebene Laut ist neben den Erregungslauten die bekannteste und auffälligste Lautäußerung adulter Steinkäuze. Monoton gereiht dient er ♂ und ♀ als Reviergesang, wobei vom ♂ vorgetragene Silben lauter, klarer flötend, höher und länger als die des ♀ sind (Exo 1984). Im Rahmen typischer Funk-

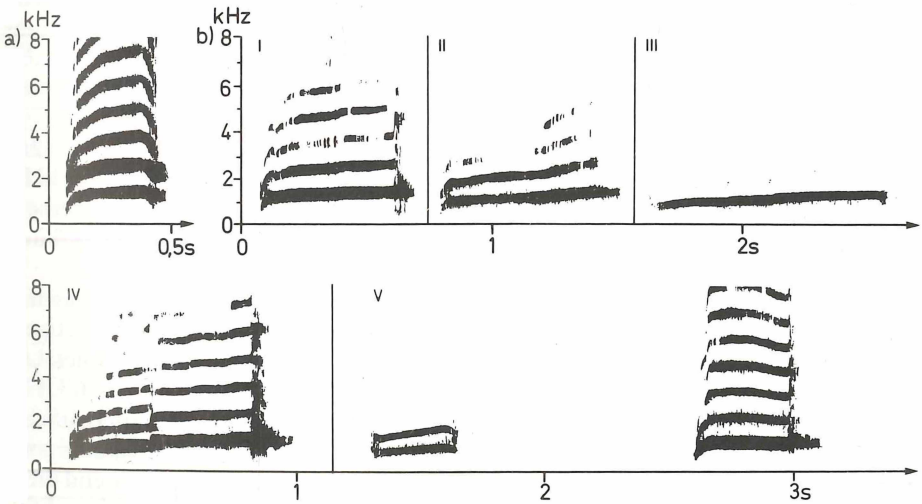


Abb. 12. Gesang und Glissandogesang: a) ♀-Gesang; b) ♂-Gesang; I. und II. einfache, einem intensiven Locken entsprechende Formen; III. Glissandogesang: bis zu 1 s lange Silben mit kontinuierlichem Frequenzanstieg; IV. Gesang mit Frequenzsprung; V. Duett von ♀ und ♂ (I, IV und V mit charakteristisch rau-gepreßtem Schlußelement).

tionen des Reviergesanges bestätigte EXO (1987): Anlocken des Partners, Paarbildung, Höhlenzeigen, Jungenlockruf und Revierabgrenzung. Die territorial-defensive Motivation wird allgemein zum Verbreitungsnachweis des Steinkauzes genutzt, da er auf Gesangsimitation (Nachpfeifen, PETZOLD & RAUS 1973; »Wichtelpfeife«, HEYDER 1967) und Klangattrappen (Tonbandreizung, EXO & HENNES 1978, BERGMANN & HELB 1982) in der Regel lautstark antwortet.

Nach EXO (1984, 1987) zeigt der häufigste Silbentyp des ♂ im Sonogramm (Abb. 12) einen kurzen steilen Frequenzanstieg zu Beginn (Grundfrequenz 0,4–0,6 kHz, minimal 0,25 kHz, $n=124$), einen konstanten bis schwach steigenden Mittelteil (0,7–1,3 kHz) und einen meist mehr krächzenden, mitunter ansteigenden Schlußteil (maximal 2,2 kHz). Die Modulation der Glissandosilben variiert zwischen 0,5 und 1,6 kHz. Bis über 8 kHz reichende Obertöne verursachen den vollen »Okarinatton«. Die Silbenlänge beträgt etwa 0,5–0,6 s (Variationsbreite 0,31–0,96 s, $n=124$; vgl. BERGMANN & HELB 1982). Der abschließende »Nachschlag« ist nicht so kräftig und abrupt wie beim Schnalzen der Quiek-Silbe und dauert 0,02–0,05 s.

Der hier beschriebene Grundtyp des ♂-Lauts kann in vielfältiger Weise modifiziert werden; häufig sind vor allem Variationen des Eingangs- und Schlußelements sowie des Frequenzverlaufs (z.B. sprunghafter Anstieg) und der Anzahl der Obertöne. Besonders eindrucksvoll klingt der flötend hochgezogene Glissandolaut (Abb. 12b/III; GHUUI, GLUUI; durchgeschliffenes UUUU, STADLER 1945/46). Extrem hochgeschliffene Silben klingen sogar dreiteilig wie GOOJUHUÛ. Bei aller Variabilität bleibt die Grundstruktur des für den Steinkauz so typischen Balzlauts immer erhalten. Wiederholte Aufnahmen der Gesänge einzelner ♂ über lange Zeiträume (z.T. Jahre) ergaben, daß ein Individuum sowohl einfache UUU- oder GJUUI-Silben, die dem intensiv geäußerten Partnerlockruf ähneln, als auch nasal hochgezogene GJUÛI oder lange Glissandosilben, deren kontinuierlicher Frequenzanstieg mitunter mit einem fast schnalzenden Element abbricht, äußern kann. Wegen der Variabilität des Vortrages kann derzeit nicht auf individuelle Unterschiede geschlossen werden.

Die Gesangssilben der ♀ sind deutlich tiefer, kürzer, rauher und leiser (Abb. 12a). EXO (1984) ermittelte aus den Lauten von 15 ♀ eine Hauptfrequenz von 0,6–1,1 kHz, wobei das ansteigende Eingangselement wie meist auch das rauhe Schlußelement fehlten. Die Silbenlänge variierte bei 16 vermessenen Lauten nur zwischen 0,23 und 0,48 s. Der Glissando-Typ fehlt dem ♀.

Die melodischen, flötenartigen Einzelsilben werden in Form eines »Pausenliedes« (MEYLAN & STADLER 1930) zum monotonen Reviergesang gereiht (»wehmütiges« KIUU MIKKOLA 1983, nasal steigendes UUHG KEHRER 1972, klangschönes ÜÜ STADLER 1945/46, gezogenes GHUK KLEINSCHMIDT 1934, »fragendes« GUHG BERGMANN & HELB 1982, »fragendes« UI, HUU oder HUUI als »Paarungsruf« bei HAVERSCHMIDT 1939, 1946). Die Silbenfolge variiert — je nach Erregungsgrad — zwischen etwa 12 und 20 pro min (EXO 1987, BERGMANN & HELB 1982). Während die ♂ bis zu 20 min lange Strophen äußern, reihen die ♀ nur wenige, höchstens bis zu 5 Silben zum »Gesang« (EXO 1984). Insbesondere zur Balzzeit kommen Duettgesänge der Partner vor; typisch ist folgende Abfolge: ♂ — ♀ — — — ♂ — ♀ — — — ♂ — ♀ usw.

»Duettgesänge« benachbarter Paare können zur Balzzeit über eine Stunde dauern (Exo 1987). Die gegenseitige Stimulation führt meist zur Überleitung vom »Balzgesang« in einen »Aggressivgesang« (3.5.3), die Übergänge sind mehr oder weniger fließend (vgl. Abb. 10b). Andererseits kann der Gesang als Locken abklingen. Ausgiebiger Reviergesang wird vorwiegend in der Nähe des prospektiven Brutbaums geäußert, meist von exponierten Warten, seltener vom Erdboden (vgl. 5.1). Auch beim lauten Singen bleibt der Schnabel geschlossen; die Kehle ist auffällig gebläht, wodurch der weiße Kehllatz deutlich präsentiert wird (vgl. SCHERZINGER 1986).

4. Aufbau und Beziehungsgefüge des Lautrepertoires

4.1 Repertoire

Die Zusammenstellung aller gut abgrenzbaren Lautäußerungen adulter Steinkäuze ergibt einen Repertoireumfang von mindestens 18 Lauten. Erkennt man den »Glissando-Gesang« als Sonderform des Reviergesangs sowie den »Aggressiv-Gesang« als Sonderform der Erregungslaute als eigene Lautformen an, so erhöht sich die Anzahl auf 20; hinzu kommen 2 jungenspezifische Laute. Das Repertoire wird darüber hinaus noch durch auffallend viele Lautkombinationen bereichert. Die Zusammenstellung aller bislang beobachteten Lautkombinationen (Abb. 14) zeigt zusätzlich noch mindestens 17 regelmäßig beobachtete Kombinations- und Übergangslaute. Kommt letztlich als Instrumentallaut noch das »Knappen« hinzu, ergibt das eine Summe von 40 verschiedenen Lautbildungen! (Auch wenn der Flug des Steinkauzes geräuschhaft hörbar ist, so hat sich daraus kein kommunikativer Laut differenziert, wie etwa Flügelklatschen bei Kanincheneule (SCHERZINGER 1988), Rauhfußkauz (*Aegolius funereus*), Sumpf- (*Asio flammeus*) und Waldohreule (*Asio otus*; KÖNIG 1964, WENDLAND 1957).

Jungvögel verfügen mit 12 individuell isolierbaren Lauten bereits über eine ähnlich große Lautdiversität wie Altvögel: ♀ 15, ♂ 15 Laute (Tab. 1). Auffällig ist ferner der hohe Überlappungsgrad zwischen ♂ und ♀ bzw. der geringe Sexualdimorphismus. Das ♂ verfügt über mindestens 3 geschlechtsspezifische Laute (Glissando-Gesang, Nestlocken, Kopulazwitschern), das ♀ über 2 (Bettelschnarchen, Fütterungszwitschern). Unsicherheit besteht noch bei der Zuordnung des Abwehrkreischens (nur ♀?), Tuckerns (nur ♂?) und Zwielen (nur ♀?). Die Frage des akustischen Geschlechtsdimorphismus ist nicht endgültig geklärt, zumal für einige seltene Rufe nur Einzelbelege bzw. Belege von nur einem Individuum vorliegen und die Zuordnung in einigen Fällen äußerst schwierig ist. Der Sexualdimorphismus ist zwar gering, bei der Uniformität in Größe und Gefieder bleibt die Stimme aber — aufgrund geschlechtsspezifischer Häufigkeiten der Laute — dennoch eines der besten Merkmale zur Geschlechtsbestimmung.

4.2 Beziehungsgefüge

Die Vielzahl verschiedener Lautäußerungen steht nicht zusammenhanglos nebeneinander, sie ist vielmehr durch ein inneres Beziehungsgefüge strukturiert: Einerseits können die Laute nach ihrem situationsspezifischen Auftreten zusammengefaßt werden, darüber hinaus besteht zwischen den Einzellauten ein Beziehungsgefüge auf der Basis der Homonomie.

Tab. 1. Gliederung des Lautrepertoires nach Funktionskreisen (geschlechts- und jungenspezifische Laute eingekreist).

Funktionskreis	Lautzahl	Laut	juv.	♀	♂
1 Stimmföhlung	1	Stimmföhlung	x	x	x
2 Fütterungssituation	5	Bettellaute juv. Bettelschnarchen Fütterungslaut Locken Fütterungszwitschern	x x (x)	 x x (x)	 (x) x
3 Paarinternes Locken	7	Bettellaute ad. Bettelschnarchen Locken Tuckern Nestlocken Zwilen Kopulazwitschern	 	x (x) x ? x	x x x (x) ? (x)
4 Feindmeldung und -abwehr	6	Alarmlaut Keckern Quieken juv. Abwehrkreischen Schirken Fauchen (Knappen)	x x x x x (x) (x)	x x x x ? x	x x ? x ? x)
5 Innerartliche Aggression	6	Bibbern Quieken Erregungslaute Aggressivgesang Prebeln Kopulazwitschern	(x) x x ? 	 x x ? x	 x x x x x
6 Gesang	2	Gesang, einfach Glissando-Gesang		x	x (x)
6 Summe		Summe 22 (23) davon spezifisch	12 (2)	15 (2)	15 (3)

Nach situationsspezifischem Auftreten und Verhaltenskontext können die 20 Laute 6 Funktionskreisen zugeordnet werden (Tab. 1; Gliederung nach THIELCKE 1970): Stimmföhlung (Lautumfang 1), Gesang (2), Fütterungssituation (5), innerartliche Aggression (6), Feindmeldung (6) und paarinternes Locken (7). Der von THIELCKE (1970) geforderte Beweis für die funktionale Bedeutung steht in den meisten Fällen noch aus.

Betrachtet man die Lautkombinationen nach Funktionskreisen, so werden am häufigsten die zum weitgefaßten Funktionskreis »Paarbildung und Brutpflege« zählenden Partnerlock- und Bettellaute mit anderen Lauten verknüpft (4 bzw. 5, Abb. 13), und zwar vorwiegend mit solchen, die dem Kreis affiner Laute zugeordnet werden können (Verhältnis affiner zu diffusen Lauten 2,5 : 1,5 bzw. 3,0 : 2,0; affin=distanzvermindernd, diffus=distanzvermehrend, TEMBROCK 1977; Abb. 13). Anders verhält es sich bei Verknüpfungen mit den aus dem Großfunktionskreis »Alarm und Abwehr« stammenden Kecker- und Erregungslauten (6 bzw. 7 Kombinationslaute), deren Lautpartner aus den Kreisen affiner und diffuser Laute stammen (2 : 4 bzw. 3,5 : 3,5; Gesang wurde als ambivalent eingestuft). Auffällig ist weiter, daß Laute mit hoher kommunikativer Bedeutung, wie Alarmlaute und Reviergesang, nur mit wenigen und funktional adäquaten Lauten kombiniert werden (0 : 2 bzw. 1 : 1). Am schwierigsten zu interpretieren sind Kombinationen »querbeet«, wie sie vor allem in Konfliktsituationen der Balz (vgl. TINBERGEN 1959, BASTOCK & MOYNIHAN 1954) und bei auswegloser Feindbegegnung auftreten (vgl. SCHERZINGER 1971): z.B. Kekern – Schnarchen, Partnerlocken – Erregungslaut oder das zwitschernde Schirren des ♀ während der Jungenfütterung, das BRANDS (1980) direkt als »Konfliktgesang« bezeichnete.

Laute	affine Laute					diffuge Laute					Summe pro Laut	affin : diffug	
	Stimmföhlung	Bettellaute	Bettelschnarchen	Tuckern	Locken	Gesang	Erregungslaute	Alarmlaut	Keckern	Quieken			Abwehrkreischen
Stimmföhlung		■										4	2 : 2
Bettellaute	■	■	■		■		■				■	5	3 : 2
Bettelschnarchen		■	■						■			2	1 : 1
Tuckern							■					1	0 : 1
Locken	■	■					■					4	2,5 : 1,5
Gesang				■	■	■	■					2	1 : 1
Erregungslaute		■		■	■	■	■	■	■	■		7	3,5 : 3,5
Alarmlaut							■	■	■	■		2	0 : 2
Keckern	■			■			■	■	■	■	■	6	2 : 4
Quieken							■	■	■	■	■	3	0 : 3
Abwehrkreischen	■	■							■	■	■	4	2 : 2
Summe Kombinationen	1	1		2	1	4	1	4	2	4		17	

Abb. 13. Kombinationen affiner und diffuser Laute im Stimmrepertoire adulter Steinkäuze (nur Übergangs- und Superpositionslaute; der Gesang gilt als intermediär).

Misch- und Übergangslaute erschweren eine funktionelle Zuordnung oft erheblich, sind aber ein wesentlicher Hinweis, daß Eulenstimmen eben nicht wie Silben einer Sprache zu Wörtern und Sätzen gefügt werden können (vgl. Rabenvögel: SITASUWAN & THALER 1985), vielmehr Stimmungen ausdrücken, denen auch extrem widersprüchliche Motivationen zugrunde liegen können (vgl. CATCHPOLE 1982).

Darüber hinaus besteht zwischen den Einzellaute ein Beziehungsgefüge auf der Basis der Homonomie. Von der Annahme ausgehend, daß die Lautdifferenzierung ein phylogenetischer Prozeß ist, bei dem sich relativ einfache Lautmuster im Laufe der Stammesgeschichte sowohl zu strukturell komplexeren entwickeln als auch zu höherer Vielfalt differenzieren können, lassen sich Ähnlichkeitsreihen innerhalb des Lautinventars aufstellen (vgl. SCHERZINGER 1980, 1982). Folgerichtig werten THOREN & BERGMANN (1987a) die Einzellaute als Stufen eines Kontinuums mit unterschiedlichem Ritualisationsgrad (vgl. HJORTH 1970, RIEBESEHL & BERGMANN 1984), wobei z.B. aktuelle Übergänge von Rufen zum Gesang als phylogenetische Rekapitulation interpretiert werden können (»Aktualgenese« bei HELB 1985). Auf dieser Vergleichsbasis wird es möglich, die Grund- bzw. Ausgangselemente auch für hochdifferenzierte Lautäußerungen innerhalb des arttypischen Repertoires herauszulesen (vgl. SCHERZINGER 1970). Voraussetzung für den innerartlichen wie zwischenartlichen Stimmenvergleich ist die fundierte Kenntnis des Gesamtrepertoires (vgl. WINKLER & SHORT 1978).

Entsprechend dem Homologisierungsverfahren im zwischenartlichen Vergleich (MEISSNER 1976, REMANE 1956, WICKLER 1975) können auch für Laute (als arttypische Verhaltensmerkmale) Struktur, akustischer Eindruck, Übergangsformen, Situationsbezug etc. als Kriterien zur Trennung nach Homologie und Analogie eingesetzt werden (TEMBROCK 1977), zumal — nach den bisherigen Erkenntnissen — bei Eulen alle Lautäußerungen »angeboren« sind und durch Lernen nicht modifiziert werden (vgl. BECKER 1982). Laute gleichen Ursprungs können innerhalb eines Artenrepertoires demnach als homonom bezeichnet werden (=seriale Homologie, LORENZ 1978).

Entsprechende Ähnlichkeitsreihen bilden u.a. die Lautgruppen Bibbern — Quieken — Nestlocken; Fütterungslaut — Tuckern; Locken — Gesang — Glissandogesang; Erregungslaut — Alarm; Keckern — Prebeln (Tab. 2). Insgesamt können 11 solcher Lautpaare bzw. -gruppen abgegrenzt werden (ohne Knappen), wobei die Zuordnung der Breitbandlaute Fauchen, Bettelschnarchen und Abwehrkreischen offen bleibt; sie wurden in Tab. 2 z.T. spekulativ zusammengefaßt. Gänzlich unsicher sind derzeit die Positionen des Nestlockens, das affinen Charakter hat aber vom diffusen Quieken abzuleiten ist und des Abwehrkreischens, das zwar hinsichtlich Struktur und Klang mit dem Bettelschnarchen übereinstimmt, aber aus gänzlich verschiedenem Funktionskreis stammt. Die 11 Lautgruppen zeigen untereinander noch weitergehende »verwandschaftliche« Beziehungen (Tab. 2). Sie lassen sich zu übergeordneten Lautgruppen — z.B. Gesang, Lock- und Fütterungslaute (5 Laute) oder Alarm- und Abwehrlaute (5 Laute) zusammenfassen, als deren gemeinsame Basis das einfache Locken UÜ oder UU gelten kann. Auf diese Verbindung weisen beispielsweise Übergänge zwischen Locken und Erregungslauten sowie Locken und

Tab. 2. Gliederung des Lautrepertoires nach struktureller Übereinstimmung.

Laut	Gruppierung				
1 Fauchen					
2 Stimmföhlung					
3 Zwielen					
4 Bettelfauchen (juv., ad.)					
5 Bettelschnarchen					
6 Abwehrkreischen					
7 Bibbern					
8 Quieken					
9 Nestlocken					
10 Fütterungslaut					
11 Tuckern					
12 Locken					
13 Gesang, einfach					
14 Glissando-Gesang					
15 Erregungslaute					
16 "Aggressivgesang"					
17 Alarmlaut					
18 Keckern					
19 Prebeln					
20 Schirken					
21 Fütterungszwitschern					
22 Kopulazwitschern					
(23) Knappen					
Gruppierungs-Summe	22	18	11	5	

Fütterungslaut hin. Das gesamte Stimmrepertoire gliedert sich in wenigstens 5 Großgruppen (ohne Knappen), von denen die kleinsten nur 1 bzw. 3 Laute umfassen (Abwehrkreischen; Schirken und Zwitschern), die größte 10 (Locken und Abwehrlaute).

Über diese Ähnlichkeitsreihen läßt sich ein hypothetisches Beziehungsgerüst des Lautinventars konstruieren (Abb. 14), das weitere Analysen wesentlich erleichtert, vor allem aber für den zwischenartlichen Vergleich Voraussetzung ist (SCHERZINGER 1988).

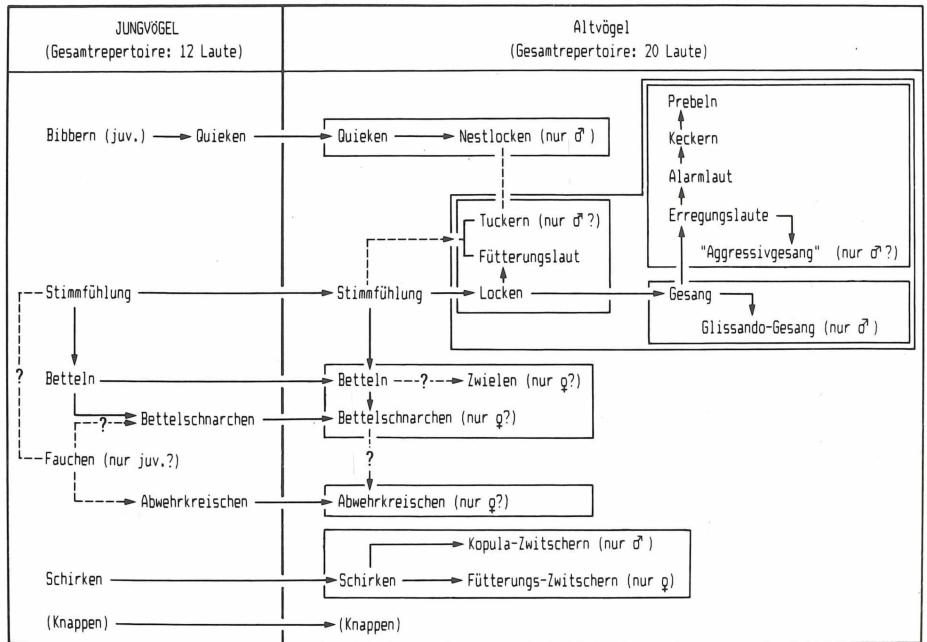


Abb. 14. Beziehungsgefüge im Lautrepertoire des Steinkauzes.

Wenigstens 3-4 Basislaute stellen das Grundgerüst des juvenilen Stimmrepertoires (Abb. 14, 15): Bibbern, Stimmführung/Betteln und Schirken (der Instrumentallaut Knappen wurde nicht miteinbezogen). Unklar ist, ob das selten registrierte Fauchen als eigenständiger Laut zu addieren ist oder der Vorstellung WENDLANDS (1967) entsprechend besser selbst als Ausgangsform sämtlicher anderer Laute vorangestellt werden müßte. 2 der jungenspezifischen Basislaute (Fauchen, Bibbern) gehen im Verlauf der Ontogenese verloren, sie fehlen im Repertoire der Altvögel (Abb. 15). 10 der 20 abgrenzbaren Laute sind bei Alt- und Jungvögeln jedoch identisch. Der größte zusammenhängende Block geht aus dem Lautpaar Stimmführung/Betteln

hervor. Er beinhaltet sowohl affine (Locken, Fütterungslaut, Tuckern, Zwielen, Bettelschnarchen) als auch diffuse Laute (Erregungslaut incl. «Aggressivgesang», Alarmlaut, Keckern, Prebeln), wobei der Reviergesang und der als Sonderform hervorgehobene Glissando-Gesang als ambivalent gelten (CATCHPOLE 1979). Alle weiteren Äußerungen fungieren als Unlust-, Angst- oder Abwehrlaute (Schirken, Zwitschern, Quieken, Kreischen, Knappen).

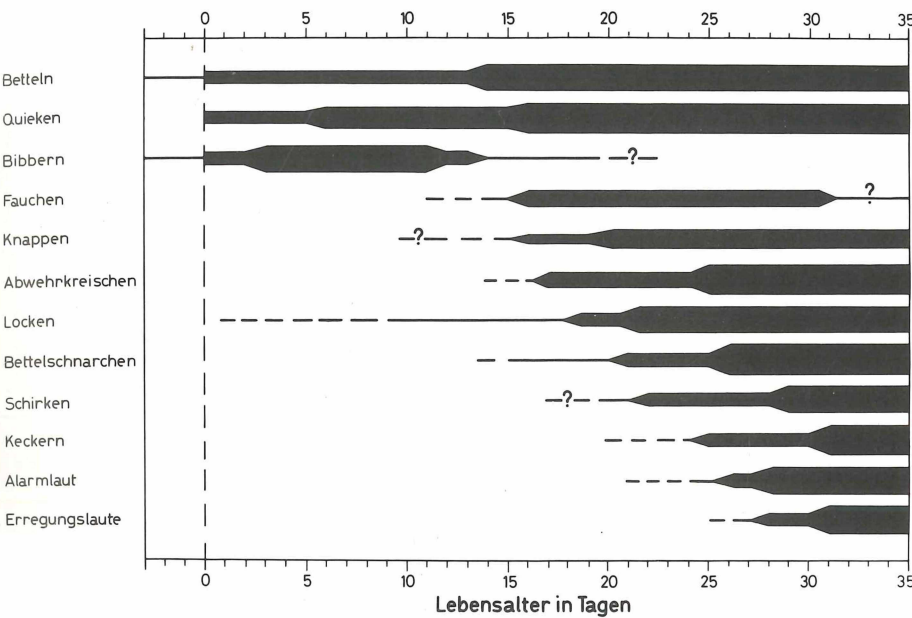


Abb. 15. Entwicklungschronologie des Stimmrepertoires während der Nestlingszeit.

5. Stimme und Lebensraum

Die Schallausbreitung wird von einer Reihe von Umweltfaktoren nachhaltig beeinflusst. Vogelstimmen sollten jeweils auf einen möglichst hohen Wirkungsgrad innerhalb des artspezifischen Biotops selektiert sein (vgl. CATCHPOLE 1979, WILEY & RICHARDS 1982, WALLSCHLÄGER 1985). Zur effektiven Markierung des Territoriums sowie Anlockung eines ♀ sollte der Gesang territorialer, monogamer ♂ möglichst weittragend sein. Für Arten der offenen Graslandschaft, zu denen der Steinkauz gerechnet werden kann, sind Laute mit hoher Frequenz, großer Band- und Modulationsbreite am vorteilhaftesten (CATCHPOLE 1979, THOREN & BERGMANN 1987b), wobei hohe Redundanz die Effektivität steigert. Laute des Distanzfeldes und Nahfeldes unterliegen aber gänzlich unterschiedlichem Selektionsdruck, weshalb eine ökologische Einteilung der Lautäußerungen in 2 Wirkungskreise sinnvoll ist.

5.1 Distanzfeld

Im Distanzfeld sollten Steinkauzlaute geräuschhaft (breites Frequenzspektrum), grell und häufig wiederholt sein, wie es für das Keckern markant zutrifft. Der Gesang wird hochredundant vorgetragen, doch fehlen ihm geräuschhafte Komponenten, die die Intensität reduzieren könnten (WILEY & RICHARDS 1982). Hervorzuheben ist, daß der »intensivere« Typ des Glissando-Gesangs mit dem tonleiterartigen Anstieg deutlich stärker moduliert ist und ein breiteres Frequenzband nutzt, ohne an Klangreinheit einzubüßen. Auch dem lautstarken Erregungslaut fehlt jede Geräuschhaftigkeit.

Die Hauptfrequenz der wichtigsten Distanzlaute (Gesang, Erregungs- und Alarmlaute, Keckern) liegt beim Steinkauz im Bereich von etwa 0,8-1,5 kHz. Im Vergleich zu Singvögeln desselben Habitats (Erwartungswert 3,54 kHz nach WALLSCHLÄGER 1985) singt der Steinkauz also wesentlich dunkler, was auf eine enge Korrelation zwischen Körpergröße (Masse, Länge, Schädelquerschnitt) und der Frequenz der produzierten Laute aufgrund physikalischer Bedingungen zurückzuführen ist (vgl. BERGMANN 1972, WINKLER & SHORT 1978, WALLSCHLÄGER 1985).

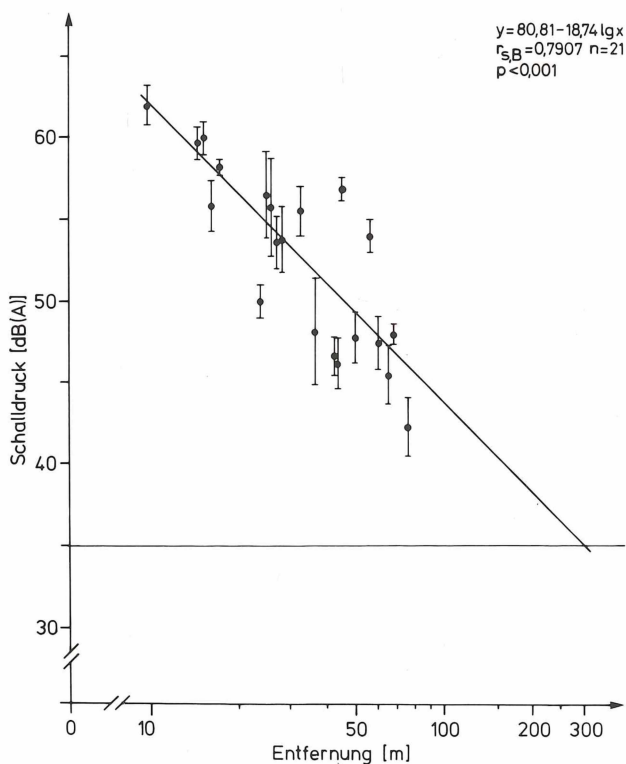


Abb. 16. Schalldruckpegel ($\bar{x} \pm s$) des Glissandogesangs als Funktion des Logarithmus der Entfernung zwischen rufendem Vogel und Mikrophon (durchschnittlicher Schalldruckpegel der Hintergrundgeräusche 35 dB).

Schalldruckpegelmessungen des Glissando-Gesangs von 21 ♂ ergaben in 10 m Entfernung vom Vogel einen mittleren Schalldruck von 62,1 dB ($y=80,81-18,74 \log x$, $r_{s,B}=-0,7907$, $n=21$ Gesangsreihen, 620 Einzellaute, $p < 0,001$, Abb. 16). Die Abnahme des Schalldrucks mit der Entfernung folgte dem »6 dB-Abnahmegesetz«, was aufgrund der Frequenz des Gesangs zu erwarten war (vgl. HEUWINKEL 1982). Betrachtet man die Ausbreitung unter den Voraussetzungen eines »freien« Schallfeldes, so ergibt sich eine Mindestreichweite von 300 m für den Gesang. In Entfernungen von mehr als 300 m von der Singwarte wurden die Laute durch das Hintergrundrauschen maskiert. Legt man die Mittelwerte des Schalldruckpegels zweier extrem lauter Gesangsreihen (44 m: $55,6 \pm 0,9$ dB ($n=49$), 55 m: $54,0 \pm 1,1$ dB ($n=17$)) sowie einiger z.T. besonders laut vorgetragener Erregungslaute zugrunde, so beträgt die Mindestreichweite 600 m. Diese Angaben dürfen nur als Anhaltswerte gesehen werden. Sie besagen, daß die Laute in mehr als 300 m bzw. 600 m Entfernung von der Singwarte in das Hintergrundrauschen übergingen und ihr Schalldruckpegel nicht mehr meßbar war (Abb. 16); sie besagen nicht, daß die Laute in größerer Entfernung von den Eulen nicht mehr gehört werden können. Klangattrappenversuche ergaben,

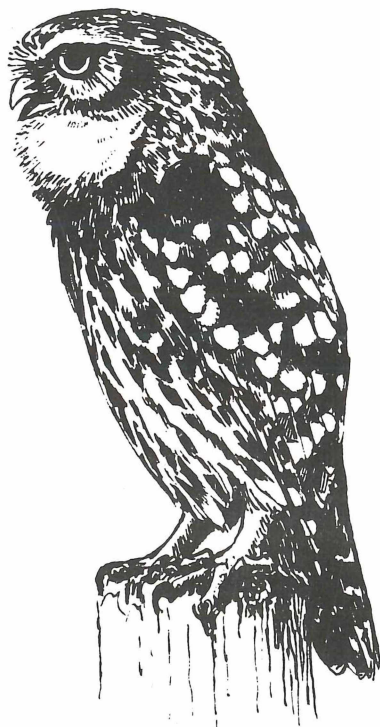


Abb. 17. Der Steinkauz singt meist auf exponierter Warte in leicht vorgebeugter Haltung und mit gesträubter Kehlpattie (Reproduktion aus: CRAMP, S., 1985, *The handbook of the birds of the western palearctic*. Vol. 4, Oxford — mit freundlicher Genehmigung des Herausgebers).

daß zumindest die anhand aller Meßwerte berechnete Regressionsgerade die tatsächliche Reichweite der Rufe erheblich unterschätzt. In 500-600 m vom momentanen Aufenthaltsort der Vögel (der telemetrisch bestimmt wurde) durchgeführte Klangattrappenversuche wurden in zahlreichen Fällen mehr oder weniger direkt beantwortet. Da die Gesangsserien mit einer um 5-7 dB geringeren Lautstärke vorgespielt wurden, als sie die Vögel selber äußern, kann von einer Mindestreichweite des Gesangs von 500-600 m ausgegangen werden, vermutlich liegt die Reichweite sogar bei über 800 m. Die Wirkung wird durch die hohe Redundanz verstärkt. Weitere Effektoptimierung wird dadurch erreicht, daß die Maxima der Gesangsaktivität in die frühen Abend- und Morgenstunden fallen, zu diesen Tageszeiten sind die meisten anderen Vogelarten stumm. Nur zu Beginn und Ende der Aktivitätsphase kommt es zu einer Überlagerung mit dem Gesang anderer Arten. Neben der geringeren Konkurrenz begünstigen gleichmäßigere Luftbewegungen und höhere Luftfeuchtigkeit die Schallausbreitung zu dieser Tageszeit (vgl. WILEY & RICHARDS 1982). Eine optimale Schallausbreitung wird ferner durch das Singen von exponierten Warten erzielt und durch Bündelung der Energie über »gerichtete Signale«: Steinkäuze ändern die Rufrichtung während des Vortrages mehrminütiger Gesangsreihen regelmäßig, so das ein maximales Umfeld beschallt wird (Exo 1987, ILLE, R. in Vorb.).

Bei einer Mindestreichweite von 500 m wurde demnach eine Fläche von ca. 79 ha um eine Singwarte akustisch markiert (600 m: 113 ha), ein Vielfaches des tatsächlich abgeflogenen Aktionsraumes. Exo (1987 u. in Vorb.) ermittelte bei 6 untersuchten Paaren eine maximale Aktionsraumgröße von 41,5 ha. Selbst wenn die bevorzugten Rufstandorte an der Peripherie des Territoriums liegen, gewährleisteten die Schalldruckpegel von Gesang und »Aggressivgesang« zusammen mit den Optimierungsstrategien die akustische Markierung des Territoriums von nur einer Singwarte aus.

5.2 Nahfeld

Die Laute des Nahfeldes unterliegen einem ganz anderen Selektionsdruck. Speziell die Kommunikation zwischen Eltern und Jungen geschieht über leise und hochfrequente Äußerungen von sehr geringer Reichweite. Die meisten Stimmföhlungs-laute sind selbst mit Mikrophonverstärkung nur aus unmittelbarer Nähe zu hören.

Von vielen, auch stammesgeschichtlich weit voneinander entfernten Tierarten werden Fauch- und Zischlaute zur Abschreckung von Feinden eingesetzt (z.B. WENDLAND 1967; 4.2). Erwähnenswert ist hier die Ausformung des hochdifferenzierten Abwehrkreischens, das durch auf- und abschwellige Amplitudenschwankungen und ein »unangenehm« zischendes Rauschen gekennzeichnet ist. Wenn gezielte Versuche mit diesem Steinkauzlaut auch noch ausstehen, ist an einer gewissen Defensivwirkung nicht zu zweifeln. Interessant scheint der Vergleich mit der »moderner« Kanincheneule, die diesen Abwehrlaut zur Klapperschlangen-Mimikry differenziert hat. ROWE, LOSS & OWINGS (1986) zeigten in eleganten Versuchen, daß z.B. Erdhörnchen das rasselnde Schnarren der Giftschlange vom Abwehrlaut der Erdeule

nicht unterscheiden können. Die überraschende Ähnlichkeit des Steinkauz-Kreisens mit dem Abwehrschnarchen der Schleiereule, die z.T. sehr ähnliche Brutplatzansprüche stellt, dürfte als Konvergenz infolge übereinstimmender Selektionsprozesse zu verstehen sein. Weshalb aber ein für diese Eulenart offenkundig so wirksamer Abwehrlaut im Höhlenbereich nicht weitere Verbreitung innerhalb der Familie fand, kann derzeit nicht interpretiert werden. Die Antwort ist vermutlich im Artenspektrum der jeweiligen Freßfeinde und etwaiger Mimikry-Vorbilder zu suchen.

6. Schlußbetrachtung

Eulen eignen sich für bioakustische Untersuchungen ganz besonders, da ihre Lautmuster eine sehr hohe kommunikative Bedeutung haben, »angeborenen« Programmen entstammen, individuell wenig variieren und auch für das menschliche Gehör gut zu erfassen sind.

Für die Analyse des Repertoires ist von Vorteil, daß Einzellaute — auch solche mit unterschiedlicher Bedeutung — sich meist nur durch kleine Differenzierungsschritte unterscheiden und damit ihre Gruppierung nach homonomen Beziehungen erlauben. Das Lautrepertoire läßt sich, auch bei hohem Differenzierungsgrad, meist auf wenige Grundmuster zurückführen. Dieses scheint bei allen bisher untersuchten Eulenarten große Übereinstimmung zu zeigen, was zum zwischenartlichen Vergleich herausfordert. Die Bearbeitung des Repertoires des Steinkauzes sollte als Fallbeispiel dienen, um z.B. auf diesem Beziehungspunkt aufbauend Stimmenvergleiche innerhalb der Gattung, Familie oder Ordnung anzustellen. Sie sollte gleichzeitig deutlich machen, daß die Bearbeitung von Einzellaute — für taxonomische, bioakustische oder ökologische Fragestellungen — nur im Konnex mit dem Gesamtrepertoire sinnvoll ist, da die Vergleichbarkeit von Lauten verschiedener Arten sonst nicht sichergestellt werden kann.

Vogelstimmen sind Teile des arttypischen Verhaltens. Ihre Ausformung gibt Hinweise auf die jeweiligen Wege, die die Art zur Optimierung der unterschiedlichen Ansprüche an die Stimme als Ausdrucks- und Kommunikationsmittel eingeschlagen hat: Laute tragen ein stammesgeschichtliches Erbe in sich, unterliegen dem Selektionsdruck der Umwelt und sollen unmißverständlich sein. Die Vielfalt entwickelter Strategien ist in der Realität bedeutend größer als die theoretische Erwartung.

Die vorliegende Studie dürfte die isolierbaren Einzellaute des Steinkauzes vollständig erfassen, die Interpretation und insbesondere Fragen zur Funktionalität der Einzellaute bleiben als Arbeitshypothesen bestehen. Wir hoffen jedoch, einen Impuls zur weiteren Bearbeitung des Wechselspiels von »message & meaning« gegeben sowie einen zeitgemäßen Beitrag zur Kenntnis einer bedrohten Vogelart vorgelegt zu haben.

Literatur

- ANGYAL, L. & H. KONOPKA (1975): Beobachtungen an einem zahmen Steinkauz. Gef. Welt 99: 212-217. — BASTOCK, M., D. MORRIS & M. MOYNIHAM (1954): Some comments on conflict and thwarting in animals. Behaviour 4: 66-84. — BECKER, P. H. (1982): The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In: KROODSMA, D. & E. MILLER, Acoustic communication in birds. Vol. 1, Academic Press, 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. — BERGMANN, H.-H. & W. HELB (1982): Stimmen der Vögel Europas. BLV München. — BERGMANN, H.-H. & H.-W. HELB (1985): Lautäußerungen; in LÜBCKE, W. & R. FURRER: Wacholderdrossel. Neue Brehm Bücherei 569: 153-164. — BRANDS, R. (1980): Beiträge zur Brutbiologie des Steinkauzes (*Athene noctua*). Staatsexamensarbeit Univ. Köln: 144 S. — BÜHLER, P. & W. EPPLER (1980): Die Lautäußerungen der Schleiereule (*Tyto alba*). J. Orn. 121: 36-70. — CATCHPOLE, C. (1979): Vocal communication in birds. Arnold. — CATCHPOLE, C. (1982): The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behavior. In: KROODSMA, D. & E. MILLER, Acoustic communication in birds, Vol. 1, Academic Press, London. — EXO, K.-M. & R. HENNES (1978): Empfehlungen zur Methodik von Siedlungsdichte-Untersuchungen am Steinkauz (*Athene noctua*). Vogelwelt 99: 137-141. — EXO, K.-M. (1984): Die akustische Unterscheidung von Steinkauzmännchen und -weibchen (*Athene noctua*). J. Orn. 125: 94-97. — EXO, K.M. (1987): Das Territorialverhalten des Steinkauzes (*Athene noctua*) — eine verhaltensökologische Studie mit Hilfe der Telemetrie. Diss. Univ. Köln: 239 S. — EXO, K.M. (1988): Jahreszeitliche ökologische Anpassung des Steinkauzes (*Athene noctua*). J. Orn. 129: 394-415. — GÉROUDET, P. (1947): Les Rapaces, les Colombines et les Gallinacees. La vie des Oiseaux. Paris. — GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. & K. BAUER (1980): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 9, Aula, Wiesbaden. — GOOCH, G. (1940): The bill-snapping of the Little Owl. Brit. Birds 33: 316. — HAGUE, J. B. & A. E. HAGUE. (1969): Some observations on copulation and associated behaviour, and food searching of the Little Owl. Naturalist (Hull) 911: 115-116. — HAVERSCHMIDT, F. (1939): Beobachtungen über die Begattung beim Steinkauz. Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel 15: 236. — HAVERSCHMIDT, F. (1946): Observations on the breeding habits of the Little Owl. Ardea 34: 214-246. — HEINROTH, O. (1924): Lautäußerungen der Vögel. J. Orn. 72: 233-244. — HEINROTH, O. & M. (1926/27): Die Vögel Mitteleuropas. Berlin. — HELB, H.-W. (1985): Ethometrie des Vogelgesangs: progressive und regressive Aktualgenese bei der Goldammer (*Emberiza citrinella*). Behaviour 94: 329-323. — HEUWINKEL, H. (1982): Schalldruckpegel und Frequenzspektrum der Gesänge von *Acrocephalus arundinaceus*, *A. scirpaceus*, *A. schoenobaenus* und *A. palustris* und ihre Beziehung zur Biotopakustik. Ökol. Vögel 4: 85-174. — HEYDER, R. (1967): Der Vogelname »Wichel«. Beitr. Vogelkd. 13: 198-204. — HIBBERT-WARE, A. (1936): Sounds produced by Little Owl. Brit. Birds 29: 332. — HJORTH, I. (1976): The divalent origin and adaptive radiation of grouse songs. Orn. Scand. 7: 147-157. — HOSKING, E. & C. NEWBERRY (1945): Birds of the night. London. — HUBL, H. (1952): Beiträge zur Kenntnis der Verhaltensweisen junge Eulenvögel in Gefangenschaft. Z. Tierpsychol. 9: 102-119. — KEHRER, S. (1972): Der Steinkauz. DBV, Stuttgart. — KLEINSCHMIDT, O. (1934): Die Raubvögel der Heimat. Leipzig. — KÖNIG, C. (1964): Flügelklatschender Rauhfußkauz (*Aegolius funereus*). Vogelwelt 85: 64. — KÖNIG, C. (1965): »Zeigen« der Bruthöhle bei Sperlingskauz (*Glaucidium passerinum*) und Zwergohreule (*Otus scops*). J. Orn. 106: 349-350. — KÖNIG, C. (1968): Lautäußerungen von Rauhfußkauz (*Aegolius funereus*) und Sperlingskauz (*Glaucidium passerinum*). Beihefte zur Vogelwelt 1: 115-138. — LORENZ, K. (1978): Vergleichende Verhaltensforschung. Springer, Berlin. — MEBS, TH. (1987): Eulen und Käuze. Kosmos, Stuttgart. — MEISSNER, K. (1976): Homologieforschung in der Ethologie. Jena. — MEYLAN, O. & H. STADLER (1930): Aus der Brutgeschichte des Rauhfußkauzes (*Aegolius tengu*). Beitr. Fortpfl. Biol. Vögel 6: 9-16. — MIKOLA, H. (1983): Owls of Europe. Poyser, Calton. — NIETHAMMER, G. (1938): Handbuch der Deutschen Vogelkunde. Leipzig. — PETZOLD, H. & T. RAUS (1973): Steinkauz (*Athene noctua*) — Bestandsaufnahmen in Mittelwestfalen. Anthus 10: 25-38. — REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig. — RIEBESEHL-FEDROWITZ, J. & H.-H. BERGMANN (1984): Das Lautinventar der Brandente (*Tadorna tadorna*) in seiner Bedeutung für die systematische Stellung der Art. Bonn. zool. Beitr. 35: 307-326. — ROWE, M., R. LOSS & D. OWINGS (1986): Rattlesnake rattles and Burrowing Owl hisses: a case of acoustic Batesian mimicry. Z. Tierpsychol. 72: 53-71. — RUNTE, P. (1954): Instrumentallaute bei Singvögeln und einigen anderen Vogelgruppen. Orn.

Mitt. 6: 28-31. — SCHERZINGER, W. (1970): Zum Aktionssystem des Sperlingskauzes (*Glaucidium passerinum*, L.). Zoologica 118: 120 S. — SCHERZINGER, W. (1971): Zum Feindverhalten einiger Eulen (*Strigidae*). Z. Tierpsychol. 29: 165-174. — SCHERZINGER, W. (1980): Zur Ethologie der Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Habichtskauzes (*Strix uralensis*) mit Vergleich zum Waldkauz (*Strix aluco*). Bonn. Zool. Monogr. 15: 66 S. — SCHERZINGER, W. (1980): Verhalten und Stimme des Steinkauzes. In: GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. & K. BAUER, Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 9, Aula, Wiesbaden. — SCHERZINGER, W. (1982): Kinderstube unter Tag — Biologie und Haltung der Kanincheneule. Voliere 5: 135-138. — SCHERZINGER, W. (1986): Kontrastzeichnungen im Kopfgefieder der Eulen (*Strigidae*) als visuelle Kommunikationsmittel. Annal. Naturhist. Museum Wien, Festschrift Dr. BAUER. — SCHERZINGER, W. (1988): Vergleichende Betrachtung der Lautrepertoires innerhalb der Gattung *Athene* (Strigiformes). Proc. Int. 100. DO-G. meeting, current topics avian biol./Bonn: 89-96. — SCHWAGER, G. & H. GÜTTERER (1984): Der Gesangsaufbau von Braunkehlchen (*Saxicola rubetra*) und Schwarzkehlchen (*Saxicola torquata*) im Vergleich. J. Orn. 125: 261-278. — SITASUWAN, N. & E. THALER (1985): Lautinventar und Verständigung bei Alpenkrähe (*Phyrrhocorax phyrrhocorax*), Alpendohle (*Phyrrhocorax graculus*) und deren Hybriden. J. Orn. 126: 181-193. — STADLER, H. (1932): La voix des choettes de l'Europe moyenne. Alauda 4: 271-283. — STADLER, H. (1945/46): Die Stimmen mitteleuropäischer Eulen. Vögel der Heimat: 32 S. — TEMBROCK, G. (1977): Tierstimmenforschung. Neue Brehm Bücherei Nr. 250: 240 S. Wittenberg. — THIELCKE, G. (1970): Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen. Vogelwarte 25: 204-229. — THOREN, A. & H.-H. BERGMANN (1987a): Die Entwicklung der Lautäußerungen bei der Graugans (*Anser anser*). J. Orn. 128: 181-207. — THOREN, A. & H.-H. BERGMANN (1987b): Veränderungen und Konstanz von Merkmalen in der jugendlichen Stimmentwicklung der Nonnengans (*Branta leucopsis*). Behaviour 100: 61-91. — TINBERGEN, N. (1959): Einige Gedanken über »Beschwichtigungsgebärden«. Z. Tierpsychol. 16: 651-665. — ULLRICH, B. (1973): Beobachtungen zur Biologie des Steinkauzes (*Athene noctua*). Anz. Orn. Ges. Bayern 12: 163-175. — WALLSCHLÄGER, D. (1985): Der Einfluß struktureller und abiotischer Faktoren auf den Reviergesang von *Passeriformes*. Ann. Orn. 9: 39-69. — WENDLAND, V. (1967): Zischen und Fauchen bei Vögeln, insbesondere bei Eulen. Beitr. Vogelkd. 12: 405-411. — WICKLER, W. (1975): Stammesgeschichte und Ritualisierung. DTV. — WINKLER, H. & L. SHORT (1978): A comparative analysis of acoustical signals in pied woodpeckers (*Aves, Picoides*). Bull. Am. Mus. Nat. Hist. (New York) 160: 109 S. — WILEY, H. & D. RICHARDS (1982): Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In: KROODSMA, D. & E. MILLER, Acoustic communication in Birds. Vol. 1, Academic Press, London. — WÜST, W. (1986): Avifauna Bavariae, die Vogelwelt Bayerns im Wandel der Zeit. Bd. 2, München.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Exo Klaus Michael, Scherzinger Wolfgang

Artikel/Article: [Stimme und Lautrepertoire des Steinkauzes \(*Athene noctua*\): Beschreibung, Kontext und Lebensraumanpassung 149-187](#)