

Aus dem Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Osnabrück, Forschungsgruppe Wirbeltier-Ethoökologie

Regenruffdialekte von Buchfinken (*Fringilla coelebs* L.): Untersuchungen an einer Population von Mischrufern

Rain call dialects in Chaffinches (*Fringilla coelebs* L.):
a population of mixed callers

Von Heinrich Detert und Hans-Heiner Bergmann ¹⁾

Zusammenfassung

1) Unter 29 untersuchten Buchfinkenmännchen einer Population bei Osnabrück (Niedersachsen, BRD) beherrschten 18 nur einen Regenruf-Dialekt (»dschäädt«), 11 dagegen waren Mischrufer mit zwei Dialekten (»dschäädt« und »huit«). Der quantitative Anteil der beiden Dialekte beim Individuum liegt trotz großer inter- und intraindividuellder Variation relativ fest.

2) Die beiden Dialekte sind in Form, Dauer und Tonhöhe der Elemente signifikant verschieden. In der Wiederholffrequenz variieren beide stark, Mischrufer und Einfachrufer stimmen aber im Mittelwert überein. Mischformen zwischen den Dialekten waren eine Ausnahmerscheinung.

3) Die räumliche Verteilung der Dialekte stellt sich als mosaikartiges Muster von Kleinpopulationen dar.

4) Die Organisation der Rufreihen bei Einfach- und Mischrufern wird beschrieben.

5) Der bestehende Verdacht, daß außer Tradition auch Fremdimitation bei der Entstehung der Dialekte beteiligt ist, wird durch weitere Beispiele erhärtet. Dieser Aspekt wird zur Erklärung des mosaikartigen Verbreitungsbildes herangezogen.

6) Nach Ontogenese und Steuerung weisen die Regenrufe nahe Verwandtschaft zum Gesang auf.

Summary

1) In a chaffinch population near Osnabrück (Lower Saxony, West Germany) 18 out of 29 males had only one rain call dialect (»dschäädt«) while 11 alternated between two dialects (»dschäädt« and »huit«). The latter are referred to as »mixed callers«. In spite of a high variability in and between the individuals, the relative contribution, per mixed caller, of the two dialects to the call program appeared to be fixed.

2) Although the two call notes were significantly different with regard to form, duration, and pitch, the average repeat frequency was identical. Mixed forms in the sense of superposition and the like were extremely rare.

¹⁾ Mit Unterstützung durch die deutsche Forschungsgemeinschaft. Frau Dr. Gisela BERGMANN (Belm) und die Herren Dr. H.-W. HELB (Kaiserslautern) und Dr. H. ZUCCHI (Osnabrück) haben dankenswerterweise das Manuskript einer kritischen Durchsicht unterzogen.

Anschrift der Verfasser:

H.-H. Bergmann und H. Detert
FB Biologie, Postfach 4469, D-4500 Osnabrück

3) The spatial distribution of the dialects in the research area and the organisation of call series were analysed.

4) New findings strengthen the hypothesis that imitation of alien species may have played a role in the development of the rain call dialect-system. This hypothesis may also explain the mosaic type of distribution of the dialects.

5) In view of both their ontogenesis and their regulation rain calls can be considered as a substitute of song.

1. Einleitung

Die Regenruffdialekte des Buchfinken stellen die wohl frühesten beschriebenen Beispiele für Ruffdialekte bei Vögeln dar (VOIGT 1920, STEINBACHER 1927, ZEDLITZ 1927, MÜLLER 1927). Regenrufe sind eine charakteristische Lautäußerung männlicher Buchfinken. Sie treten nur zur Fortpflanzungszeit auf und setzen im allgemeinen auf den Tag genau gleichzeitig mit dem Gesang ein (ZUCCHI, mündl. Mitt.)

Die Bezeichnung »Regenruf« rührt daher, daß man früher annahm, die Rufe würden durch ungünstige Wetterbedingungen ausgelöst (s. HEYDER 1954, LEPIKSAAR 1942, POULSEN 1958, SICK 1939). Dies ließ sich bisher nicht nachweisen. Es spielen u.a. verschiedene nicht zu starke Störfaktoren dabei eine Rolle (MARLER 1956 a, PEITZMEIER 1955, POULSEN 1958). Wir haben dennoch den historischen Begriff Regenruf hier beibehalten. Er wird als Überbegriff für alle auftretenden Dialektformen, z.B. »Rülschen« oder »huit«, verwendet.

Die erste systematische Untersuchung der geographischen Verbreitung von Regenruffdialekten in einem begrenzten Gebiet stammt von SICK (1939). SICK (1950) und THIELCKE (1970b) machen Angaben über großräumige Verbreitungstendenzen. Doch hat sich schon früh herausgestellt, daß die einzelnen Dialektgebiete mosaikartig und relativ kleinräumig angeordnet sein können. Eine weiterführende Studie mit Angaben über klinale Dialektübergänge im Bodenseeraum ist derzeit in Vorbereitung (BAPTISTA mündl. und briefl. Mitt.).

In der Umgebung der nordwestdeutschen Stadt Osnabrück lassen sich mindestens vier verschiedene Dialekte des Regenrufs auffinden (BERGMANN, unveröff.), deren Verbreitung im einzelnen noch untersucht werden muß. Wir haben in diesem Gebiet im Frühsommer 1982 eine Buchfinkenpopulation entdeckt, in der zwei Rufformen nebeneinander existieren. Ein großer Teil von Individuen dieser Population brachte im Wechsel diese beiden verschiedenen Rufformen vor. Wir nennen solche Individuen (Dialekt-) Mischrufer. Man vergleiche zur Terminologie CONRADS (1976) und BERGMANN (1974) sowie HELB & BERGMANN (1982). Die Vögel, die nur eine Dialektform beherrschen, bezeichnen wir als Einfachrufer.

Wir haben versucht, in dieser Population Antwort auf die folgenden Fragen zu finden:

Wie sind die Dialekte im Untersuchungsgebiet verteilt? Beeinflussen sich die Dialekte gegenseitig in ihrer Form? Sind bei Mischrufern die Dialektanteile konstant? Wie sind bei ihnen die Rufsequenzen organisiert? Welche Rolle spielen dabei eingefügte »Pink«-Rufserien?

Während des Materialsammelns und der Auswertung kamen überdies einige Beobachtungen zusammen, die es gestatten, eine gut begründete Hypothese zur Steuerung und zur biologischen Bedeutung der Regenrufe vorzulegen und zu diskutieren.

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt wenige km nördlich der Stadt Osnabrück auf einem südlichen Ausläufer des Wiehengebirges, dem Hanfelder Hügel. Es hat eine Größe von etwa 27 ha und besteht aus einem 150 bis 400 m breiten und 800 m langen Waldstreifen, der den von etwa 75 m ü. NN auf 110 m ü. NN ansteigenden Osthang des Nettebach-Tales bedeckt (vgl. Abb. 3). Die Fläche wird zum größten Teil von einem mehr als 80 Jahre alten Buchenaltholz mit unterschiedlich ausgeprägter Strauchschicht eingenommen. Daneben wachsen in der Nordhälfte des Gebietes jüngere, dichte Buchenbestände, während im östlichen Teil Eichen und Nadelhölzer unterschiedlicher Dichte vorherrschen. In der näheren Umgebung finden sich südlich weitere Nadelholzbestände, östlich Ackerland, nördlich und westlich Talauen.

2.2 Datenerhebung

In der Zeit zwischen dem 27. Mai und dem 25. Juli 1982 wurden während insgesamt 22 Begehungen des Gebietes, die in der ersten Tageshälfte stattfanden und je etwa 3 Stunden dauerten, sämtliche singenden oder rufenden Buchfinkenmännchen kartiert sowie ihre Rufformen registriert. Von etwa 70% der Männchen konnten die Regenrufe ein- oder mehrmals auf Tonband aufgenommen werden.

Versuche, die Vögel durch Vorspiel von Tonbandaufnahmen (Gesang, Regenruf, »pink«-Rufe) zum Rufen zu veranlassen, erwiesen sich als nahezu wirkungslos. — Zusätzlich wurden stichprobenartige Beobachtungen in der näheren Umgebung der Untersuchungsfläche durchgeführt.

Die Ruffolgen nahmen wir mit einem netzunabhängigen UHER 4000-L-Tonband-Gerät, dem Mikrophon M 517 von UHER und einem Parabolreflektor aus Polyesterharz (\varnothing 60 cm) aus der Produktion von G. KALDEN, Frankenberg, auf. Die Sonogramme wurden auf dem Sonographen 7029 A der Firma KAY ELEMETRICS bei linearen Skalen für einen Frequenzbereich von 80-8000 Hz und bei einer Filterweite von 300 Hz angefertigt. Nebengeräusche und Echos sind in den abgebildeten Sonogrammen meist retuschiert worden.

2.3 Datenauswertung

Das Vorhandensein eines Buchfinkenreviers wurde überall dort als gesichert angesehen, wo ein Buchfinkenmännchen an mindestens drei verschiedenen Tagen beobachtet werden konnte und wo außerdem gleichzeitige Beobachtungen von Nachbarvögeln vorlagen. Bei der Ermittlung der Regenruffdialekte gingen wir ebenfalls von einer Mindestzahl von drei Beobachtungen aus. Die Vögel waren nicht individuell gekennzeichnet, sondern wurden nach Standort und gegebenenfalls nach Eigenheiten im Gesang identifiziert. Die Ruffhäufigkeit pro Minute wurde aus Stoppuhrmessungen an Tonbandaufnahmen von mindestens einer Minute Länge ermittelt. Messungen zur Tonhöhe und zur Dauer der Elemente wurden in den Sonogrammen mit einer Meßgenauigkeit von 0,5 mm vorgenommen. Daraus resultiert ein möglicher Meßfehler im Frequenzbereich von ± 50 Hz, im Zeitbereich von ca. ± 5 msec.

3. Ergebnisse

3.1 Die Dialekte

Die beiden im Untersuchungsgebiet gefundenen Dialekte (»huit« und »dschäädt«) sind in Abb. 1 und 2 dargestellt. »huit« besteht meist aus einem reinen ansteigenden Ton. Gelegentlich klingt dieser Ruf auch fast einsilbig wie »hwit« oder auch weich wie »hüeid«. Vielfach tritt ein harmonischer Oberton auf, dessen Ausprägung aber sehr variiert (Abb. 1 d). Der Grundton bewegt sich zwischen etwa 2200 und 4700 Hz. Demgegenüber steigen die »dschäädt«-Rufe (Abb. 2) kaum oder gar nicht an. Sie sind von einer Modulatorfrequenz zwischen 172 und 208 Hz (Mittelwert 185 Hz) überlagert und klingen dementsprechend hart und gepreßt. Die Tonhöhe liegt im Durchschnitt um ca. 600 Hz höher als beim »huit«, sie reicht von 3000 bis 5300 Hz (Mittelwert 4150 Hz). In der Rufdauer (»huit«: $220 \pm 20,6$ ms, $n=91$; »dschäädt«: $184 \pm 17,3$ ms, $n=121$) sind beide Formen signifikant verschieden (MANN-WITHNEY-Rangtest und t-Test, $p < 0,001$).

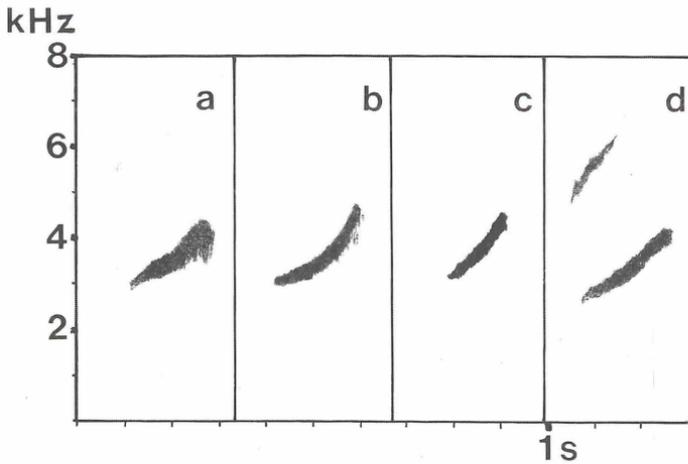


Abb. 1 Regenruddialekt »huit« von 4 verschiedenen Individuen aus dem Untersuchungsgebiet (a-d). Man achte auf die unterschiedliche Ausprägung des Obertons (vgl. Abb. 4).

Fig. 1 Rain-call dialect »huit« as produced by 4 different individual chaffinches (a-d) from the region investigated. Please note differences with regard to harmonics (see also fig. 4).

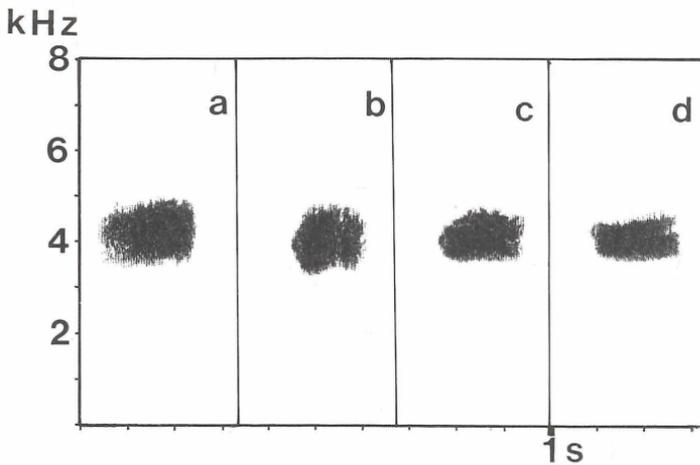


Abb. 2 Regenruddialekt »dschäädt« von vier verschiedenen Individuen aus dem Untersuchungsgebiet bei Osnabrück.

Fig. 2 Rain-call dialect »dschäädt« as produced by 4 different individual chaffinches from the region investigated near Osnabrück, Germany.

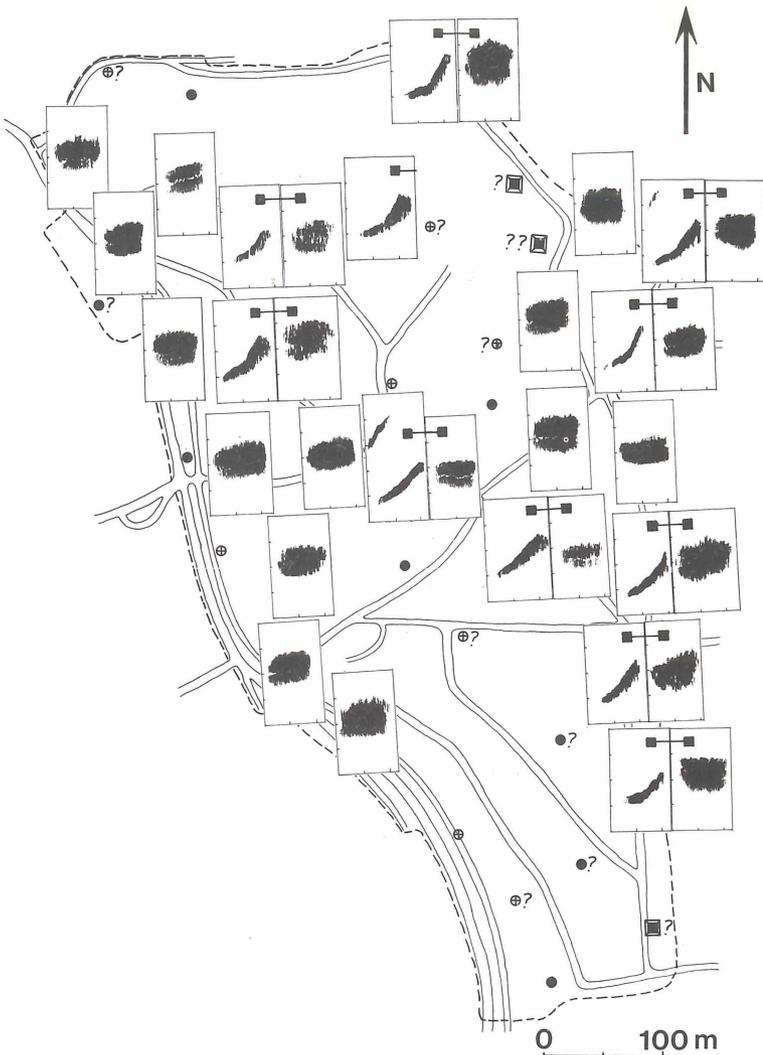


Abb. 3 Verteilung der Dialekte »huit« und »dschäädt« im Untersuchungsgebiet bei Osnabrück. Mischrufers sind dadurch gekennzeichnet, daß zwei schwarze Quadrate durch einen Strich miteinander verbunden sind. Schwarzer Punkt: »dschäädt«-Einfachrufer (keine Tonbandaufnahme); weißer Kreis mit Kreuz: Standort eines Buchfinken, dessen Regenrufe nicht gehört wurden; schwarzes Quadrat in weißem Quadrat: Mischrufers (keine Tonbandaufnahmen); Fragezeichen: Standort oder Dialekt fraglich.

Fig. 3 Distribution of dialects »huit« and »dschäädt« within the region investigated near Osnabrück, Germany. Mixed callers are represented by two black quadrangles connected with a line. Black point: chaffinch calling only dialect »dschäädt« (no tape recordings); circle with cross: chaffinch whose rain calls have not been recorded; black quadrangle within white quadrangle: mixed caller (no tape recordings); question mark: chaffinch territory or dialect not exactly known.

3.2 Verteilung der Dialekte auf der Untersuchungsfläche

Im Untersuchungsgebiet ließen sich nach den obengenannten Kriterien mindestens 37 Buchfinkenreviere feststellen. 6 weitere sind mangels ausreichender Beobachtungsdaten nicht gesichert. Die Reviergrenzen blieben über die Fortpflanzungszeit hin einigermaßen konstant und begannen sich erst Mitte Juli bei einigen Vögeln aufzulösen. Die Revierdichte ist im allgemeinen in den Randbereichen höher als im Zentrum des Waldbestandes (Abb. 3). Dichte Bestände werden ihrerseits nur randlich besiedelt. Abb. 3 zeigt die Verteilung der Dialekte im Untersuchungsgebiet. Von 29 Männchen konnten die Regenrufdialekte zweifelsfrei festgestellt werden. Bei 6 weiteren Vögeln mußte der Dialekt wegen zu geringer Anzahl an Beobachtungen fraglich bleiben. Von 8 Vögeln ließ sich der Regenrufdialekt nicht feststellen (s.u.).

Unter den 29 untersuchten Buchfinken-♂ waren 18 »dschäädt«-Einfachrufer. 11 waren Mischrufer mit »huit« und »dschäädt«, »huit«-Einfachrufer fehlten im Untersuchungsgebiet. Ein solcher Vogel ist aber in westlich angrenzendem Gelände jenseits des Nettebaches gehört worden.

Die Verteilung der Dialekte auf der Untersuchungsfläche scheint nicht zufällig zu sein. In der Westhälfte herrschen die Einfachrufer vor, im Osten die Mischrufer. Die Angehörigen der Population scheinen zu mehreren Kleingruppen zusammengefaßt zu sein. Keiner der untersuchten Buchfinken im Gebiet steht isoliert innerhalb einer anderen Dialektgruppe da. Jeder hat mindestens einen unmittelbaren Nachbarn der gleichen Dialektform. Die Steinen des »Dialektmosaiks« werden demnach von diesen Kleingruppen gebildet.

Das gleiche Muster setzt sich in der Umgebung fort. Eine großräumige Dialektgrenze ist aus den bisher vorliegenden Daten nicht ersichtlich.

3.3 Konstanz der Dialekte

3.3.1 Die Elementform

Sowohl »huit«- als auch »dschäädt«-Rufe sind (mit einer einzigen Ausnahme, s.u.) nach dem Gehör wie nach dem Sonagramm stets zweifelsfrei erkennbar. In Abb. 4 und 5 sind zu verschiedenen Terminen aufgenommene Rufe beider Klassen von jeweils einem Individuum zusammengestellt. Jeder einzelne Ruf hat zwar darin seine eigene momentane Ausprägung in Feinmerkmalen. Möglicherweise gibt es in bestimmten anderen Feinmerkmalen sogar konstante individuelle Unterschiede, die aber nicht Gegenstand dieser Untersuchung waren. Dem Gehör nach kann man die Individuen an ihren Rufen jedoch nicht unterscheiden. Während die »dschäädt«-Rufe im großen und ganzen sehr geringe Variabilität beim Individuum wie in der Population aufweisen, kann bei den »huit«-Rufen die Ausprägung des Obertons schwanken. Er kann ganz fehlen, aber auch kräftig ausgebildet sein (Abb. 1 und 4).

3.3.2 Mischform

Bei vielen Vogel- und Säugetierarten finden wir Mischformen zwischen den reinen Ruf-typen vor (vgl. BERGMANN u. WEISS 1974). Bei den Buchfinken haben wir eine mögliche Mischform zwischen »dschäädt« und »huit« nur in einem Fall gehört und aufgenommen (Abb. 6). Wir vermuten, daß der rufende Vogel in diesem Fall vom »dschäädt« kurzfristig zum »huit«-Muster übersprungen und sofort wieder zurückgekehrt ist. Auch in diesem Extremfall tritt echte Superposition nicht ein. Inzwischen haben wir 1984 ein Tier gefunden, das beide Rufe superponiert.

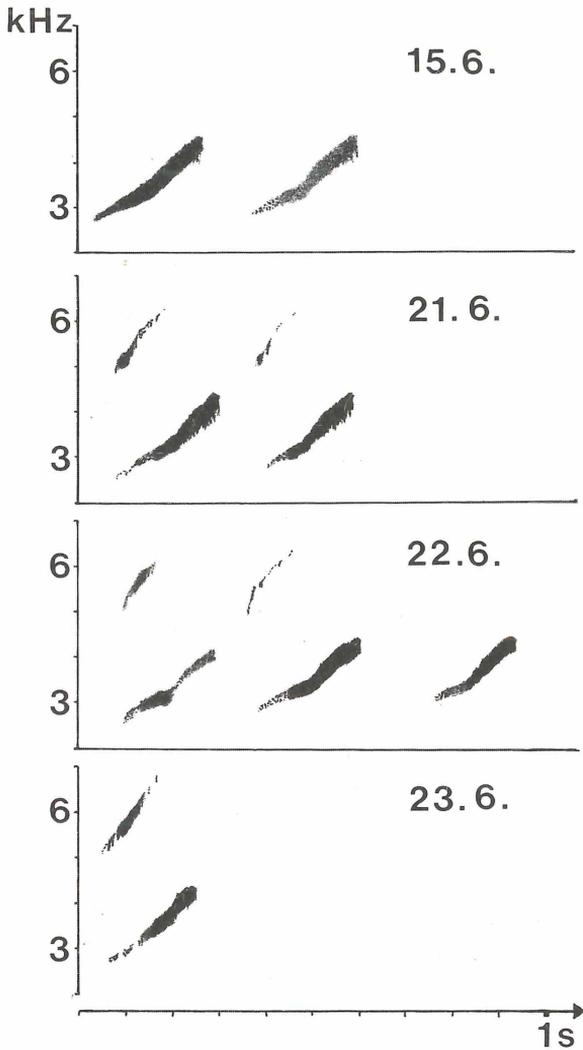


Abb. 4 »huit«-Dialektrufe eines Mischrufer-Buchfinken aus dem Untersuchungsgebiet an verschiedenen Tagen. Man beachte die unterschiedliche Ausprägung des Obertons.

Fig. 4 »huit« dialect of a mixed caller chaffinch on different days. Please note differences with regard to harmonics.

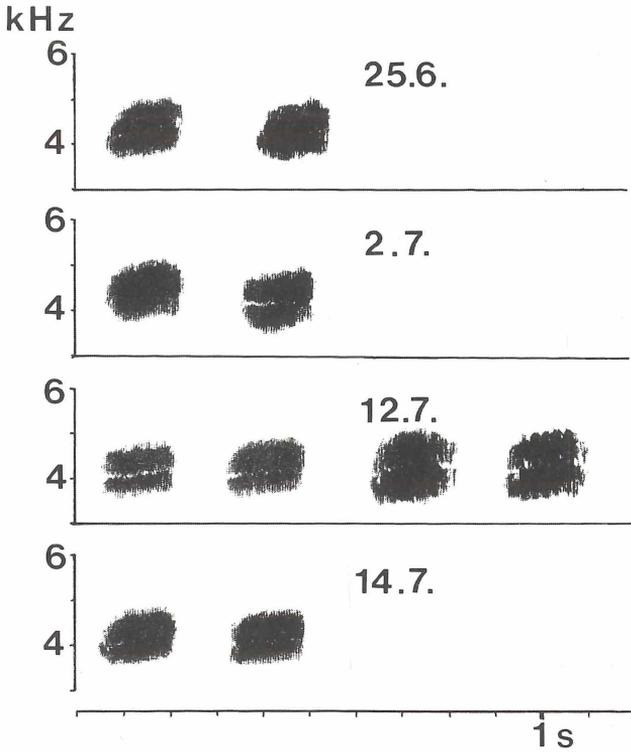


Abb. 5 Regenrufe eines »dschäädt«-Einfachrufers aus dem Untersuchungsgebiet, an verschiedenen Tagen aufgenommen.

Fig. 5 »dschäädt« dialect of a simple caller chaffinch on different days.

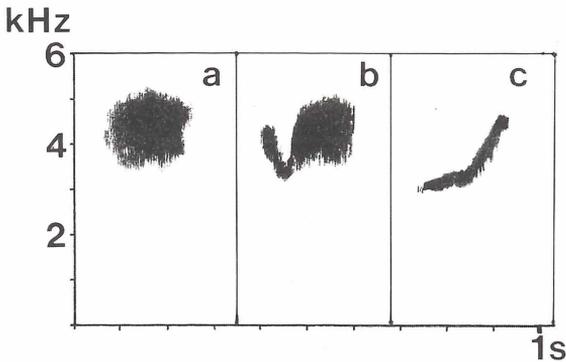


Abb. 6 Die beiden Dialekte (a, c) des Mischrufer-Buchfinken Nr. 6 aus dem Untersuchungsgebiet; (b) eine mögliche sukzessive Mischform zwischen beiden Dialekten.

Fig. 6 Two dialects of mixed caller chaffinch N° 6 (a, c) and a possible intermediate pattern (b) which is very rarely observed.

3.4 Wiederholffrequenz

Buchfinken tragen ihre Regenrufe nur sehr selten als Einzelruf, meist dagegen in monotonen Sequenzen von mehr als 10 Rufen vor. In der Gesamtpopulation lag die Wiederholffrequenz der Regenrufe im Durchschnitt bei 43,5 pro Minute. Sie variierte in der Population um einen Betrag von mehr als ± 20 . Beim einzelnen Individuum war die Spanne geringer (ca. ± 10). »dschädts«-Einfachrufer verfügten in 34 Rufreihen über eine Wiederholffrequenz von $43,9 \pm 10,9$ Rufe/min (Maximum 68,3, Minimum 24,1 Rufe/min). Mischrufer wiesen in 29 Rufreihen eine Wiederholffrequenz von durchschnittlich $43,3 \pm 13,3$ Rufen/min auf (Maximum 63,5, Minimum 24,4 Rufe/min). Die Mittelwerte stimmen hochsignifikant überein (t-Test, $p < 0,001$).

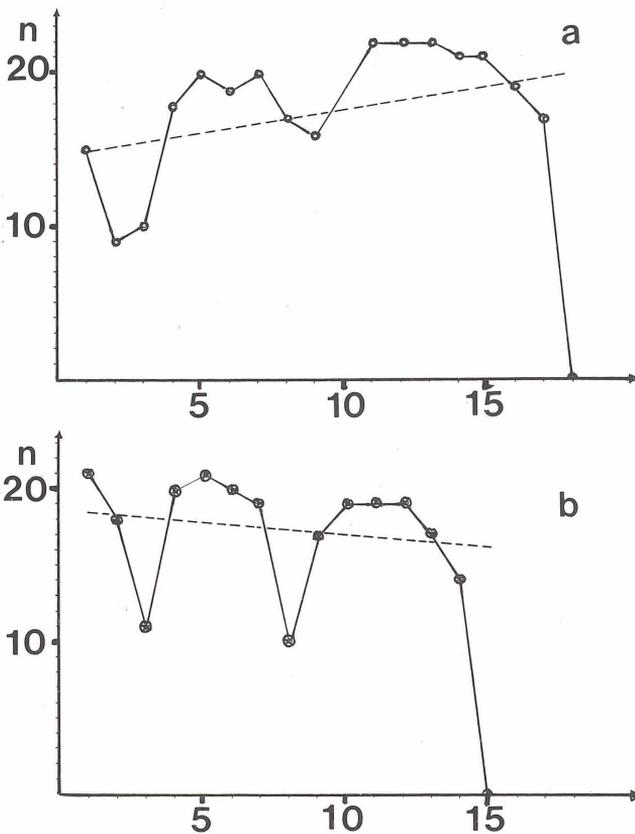


Abb. 7 Verlauf der Wiederholffrequenz der Regenrufe beim Buchfink 17 (Mischrufer) in zwei unterschiedlichen Rufreihen. Abszisse: Aufeinander folgende Zeitabschnitte von jeweils 20 s Dauer. Ordinate: Anzahl der Regenrufe (n) pro 20 s. Die Regressionsgerade ist gestrichelt angegeben. Der Beginn der Rufreihe wurde nicht aufgenommen.

Fig. 7 Repeat frequency of rain calls in chaffinch N° 17 (mixed caller) in two series of rain calls. Abscissa: sequence of 20 s time units. Ordinate: number of rain calls per time unit. Regression line dotted. The beginning of the call series has not been recorded.

3.5 Intervalle

In 14 Rufreihen von Mischrufern wurden die Intervalle zwischen den Rufen des gleichen und Rufen der beiden verschiedenen Dialekte gemessen und verglichen. In allen Fällen stimmten die Intervalle bei den verschiedenen Übergängen (»dschäädt«-»dschäädt«, »huit«-»huit« und »dschäädt«-»huit« bzw. umgekehrt) signifikant überein (t-Test bzw. Mann-Whitney-Rangtest, $p < 0,001$).

3.6 Wiederholffrequenz in der Rufreihe

Die Wiederholffrequenz der Rufe innerhalb einer Rufreihe kann relativ starken Schwankungen unterliegen. In fortlaufenden Rufreihen läßt sich gleichwohl oft eine schwach ansteigende oder schwach abfallende Tendenz der Wiederholffrequenz feststellen (Abb. 7). Am Ende bricht die Reihe relativ rapide ab. Wir vermuten, daß auch der Beginn steil ansteigt. Eine stetige Tendenz zur Ermüdung im Laufe der Rufreihe ließ sich nicht feststellen. Die Wiederholffrequenz scheint im Verlauf der Rufreihe ungeachtet der kurzfristigen Variationen relativ konstant gehalten zu werden.

Tabelle 1 Prozentanteil der »huit«-Rufe in den Mischrufreihen verschiedener Buchfinkenindividuen.
Table 1 Percentage of »huit« calls in mixed call series of different individual male chaffinches.

Nr. des Buchfinken	Prozentanteil »huit«-Rufe in den einzelnen Rufreihen (n: Anzahl der Rufe pro Rufreihe)	Prozentanteil »huit« Durchschnitt
33 A	1,3 (78)	1,3
12 A	4,0 (76)	4,0
34	10,5 (19)	10,5
21	21,9 28,7 (32) (94)	27,0
23	28,6 35,7 39,5 (14) (14) (76)	37,5
22	71,4 30,5 35,1 (35) (131) (74)	37,9
8	20 60 (5) (5)	40
9	33,3 30,9 52,7 (9) (55) (55)	41,2
7	66,7 (57)	66,7
35	89,4 92,5 72,9 57,9 67,4 81,8 (160) (53) (59) (19) (46) (22)	82,2
20	99,4 72,2 81,5 (367) (36) (119)	93,5
17	99,3 100 100 100 93,5 100 (141) (54) (296) (153) (245) (102)	98,3

3.7 Anteil der beiden Dialekte bei den Mischrufern

Der Anteil des Dialektes »huit« schwankte innerhalb der Population unter den einzelnen Individuen zwischen 1,3 und 98,3% (Tabelle 1). Die Schwankungen beim Individuum selbst sind — abhängig von der Größe der Stichprobe — erheblich geringer. Beim Individuum 17 traten unter 950 Rufen insgesamt nur 17 »dschäädt«-Rufe auf, die man bei kleinem Stichprobenumfang leicht hätte übersehen können.

3.8 Sequenzstruktur der Dialekte

Wenn die beiden Dialekte von den Vögeln als völlig gleichwertig eingesetzt werden, so sollten sie in ihrer Sequenzstruktur zufällig in den Rufreihen verteilt sein. Mit dem Wald-Wolfowitz-Runs-Test wurde 21 Rufreihen von Mischrufern auf die Zufälligkeit der Abfolge geprüft. In 19 Rufreihen ließ sich die Hypothese der zufälligen Abfolge nicht ausschließen. In den übrigen zwei Rufreihen trat der Wechsel zum anderen Dialekt mit überzufälliger Häufigkeit auf ($p < 0,001$).

3.9 Regenrufreihen mit »pink«-Rufen

In vielen Fällen streuen Buchfinken in ihre Regenrufsequenzen ein- oder mehrsilbig »pink«-Rufe ein (Abb. 8). Dies war im vorliegenden Material besonders bei den »dschäädt«-Einfachrufern, nicht so sehr bei den Mischrufern auffällig.

Die Sequenzstruktur weist eine gewisse Regelmäßigkeit auf. Typischerweise folgt auf 1-3 Regenrufe ein Block von 1-3 »pink«-Rufen. Bei 18 analysierten Rufreihen mit »pink«-Einschüben kann die Zufälligkeit der Verteilung in 13 Fällen auf dem 0,1%-Niveau ($p = 0,001$) ausgeschlossen werden.

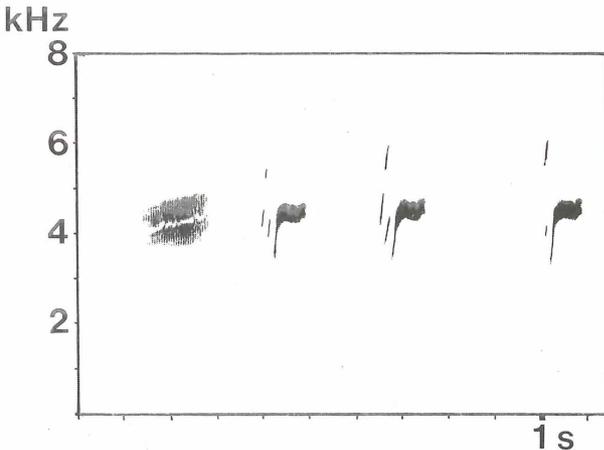


Abb. 8 Rufsequenz aus einer längeren Rufreihe, bestehend aus einem »dschäädt«-Element und drei anschließenden »pink«-Rufen.

Fig. 8 Sequence of chaffinch calls (part of a longer series) made up of one »dschäädt« rain call and three consequent »chink« calls.

Die »pink«-Rufe bringen auch eine neue Intervallstruktur in die Regenrufreihen hinein. In 9 untersuchten derartigen Rufreihen waren die Intervalle zwischen zwei Regenrufen mit durchschnittlich 1,00 s etwa dreimal so lang wie die Intervalle zwischen einem Regenruf und dem darauf folgenden »pink« ($p < 0,001$, t-Test bzw. Mann-Whitney-Rangtest). Diese dauerten im Schnitt 0,37 s. Das Intervall zwischen dem letzten »pink«-Element und dem darauf folgenden Regenruf stimmt dagegen vollständig mit demjenigen zwischen den Regenrufen überein (Mittelwert 1,02 s, $p < 0,001$). Die Intervalle zwischen den »pink«-Rufen selbst sind hier nicht untersucht worden, sie sind aber erheblich kürzer als diejenigen zwischen den Regenrufen. Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß schon beim Wechsel zum »pink«-Rufen die Intervalle kurz sind, nach dem letzten »pink« aber wieder ein langes Intervall folgt. Ein Element bestimmt also jeweils das ihm vorangehende Intervall.

3.10 Vergleich von Regenrufen mit möglichen artfremden Vorbildern

Schon nach den Ergebnissen von MARLER (1956a) und POULSEN (1958) müssen Buchfinken normalerweise ihre Regenrufe durch Imitation erlernen. Isoliert aufgezogene Vögel bringen nur sehr einfache Formen zustande, als Jungvögel ertaubte kaum erkennbare, geräuschhaft verzerrte Strukturen (NOTTEBOHM 1972). Als Vorbilder kommen üblicherweise Artgenossen infrage. Schon beim Gesangslernen besteht aber hin und wieder die Möglichkeit, daß artfremde Vorbilder einwirken. Ist die gesamte Strophe betroffen, so sprechen wir von Mischsängern (HELB et al. in Vorb.; HELB und BERGMANN i. Dr.). Der Einfluß eines artfremden Vorbildes läßt sich aber auch beim letzten, fakultativen Element der normalen Strophe feststellen (THIELCKE 1962, BERGMANN und HELB in Vorb.). CONRADS (1982) hat bemerkt, daß auf der Ostseeinsel Bornholm die Regenrufe der Buchfinken mit Rufen des dort sehr häufigen Sprossers (*Luscinia luscinia*) sehr genau übereinstimmen. Diese Rufe werden vom Sprosser ähnlich wie beim Buchfinken in anhaltender, oft monotoner Folge vorgebracht.

Im Lebensraum der bei Osnabrück untersuchten Buchfinkenpopulation kommt der Zilpzalp (*Phylloscopus collybita*) nicht selten vor.

Diese Laubsänger lassen häufig ebenfalls lange Rufreihen hören, deren Elemente wie »huit« klingen (vgl. BERGMANN u. HELB 1982). Von drei verschiedenen Zilpzalpen wurden solche Rufe aufgenommen. Die Sonagramme zeigen im Hauptformanten gute Übereinstimmung mit den Buchfinkenrufen. Der Oberton ist im Durchschnitt kräftiger ausgebildet, doch variiert er auch hier in erheblichem Maße (Abb. 9, Zeile 1).

Es besteht also die Möglichkeit, daß artfremder Einfluß in die Entstehung und Tradierung der Regenrufe eingreift (Näheres siehe Diskussion).

3.11 Allgemeine Wahrnehmungen zum Auftreten der Regenrufe

Die folgenden Angaben beinhalten qualitative Wahrnehmungen, die nicht Gegenstand der eigentlichen Untersuchung waren. Sie bieten jedoch wichtige Hinweise zur möglichen biologischen Bedeutung der Regenrufe, so daß sie hier kurz zusammengestellt und später diskutiert werden sollen.

Eine Beziehung zwischen Witterung und Regenrufaktivität ließ sich nicht feststellen. Nur bei sehr heißem Wetter war die Regenruf- wie die Gesangsaktivität vermindert. In der Regenrufaktivität gab es erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Buchfinkenindividuen.

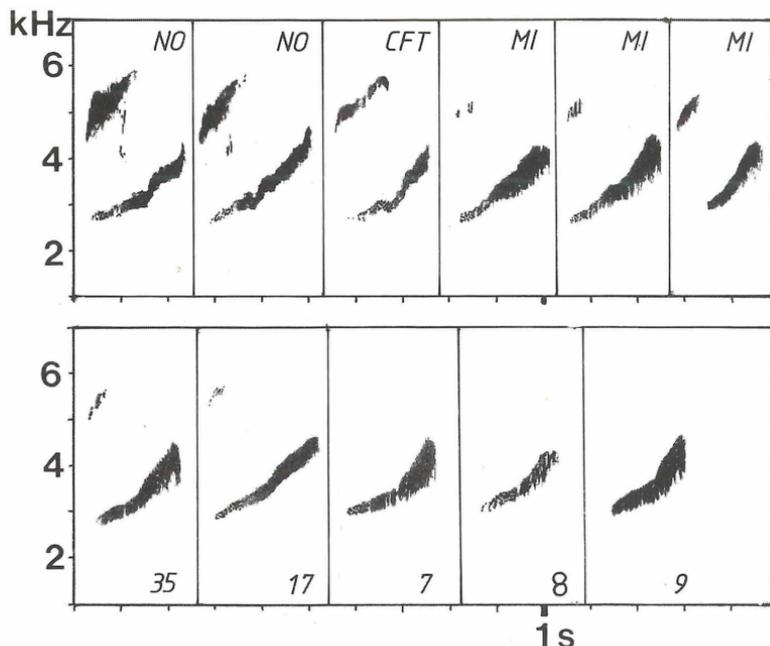


Abb. 9 »huit«-Rufe von drei verschiedenen Individuen des Zilpzalps (*Phylloscopus collybita*): NO, CFT und MI, aufgenommen im Untersuchungsgebiet. Dem sind in Zeile 2 »huit«-Regenrufe von 5 verschiedenen Buchfinkenmännchen (35, 17, 7, 8 9) gegenübergestellt, die ebenfalls aus dem Untersuchungsgebiet stammen. Eine Übereinstimmung läßt sich besonders mit den Rufen des Zilpzalps MI feststellen.

Fig. 9 »huit« calls of three different chiffchaff individuals (*Phylloscopus collybita*) called NO, CFT and MI, as recorded in the region investigated. Line 2: »huit« rain calls from 5 different individual chaffinches (35, 17, 7, 8, 9) from the same region for comparison. Note similarities mainly with chiffchaff MI.

Einige territoriale Männchen konnten zwar immer wieder in ihrem Revier angetroffen werden, doch ließen sie nie während der Beobachtungszeit einen Regenruf hören. Andere Individuen konnten bei jedem Beobachtungsgang gehört werden. Die Mehrzahl der Vögel lag zwischen beiden Extremen. Bemerkenswerterweise konzentrierten sich die häufig rufenden Vögel in der Region des Untersuchungsgebietes, wo die Populationsdichte am höchsten war. Im wenig besiedelten Südtel des Gebietes waren selten Regenrufe zu hören. Ließe sich diese Beziehung zwischen Siedlungsdichte und Regenruffhäufigkeit in einer quantitativen Untersuchung bestätigen, würde das viel zu unserem Verständnis der Regenrufe beitragen.

Die Vögel schienen meist »spontan«, d.h. ohne erkennbare Ursache, zu rufen. Zuweilen begannen die Rufe, wenn sich ein Spaziergänger oder Beobachter dem Vogel näherte. In einigen Fällen fanden zwischen Reviernachbarn wahrhafte »Regenruffduelle« statt, die auf wenige Meter Distanz ausgetragen wurden. Die Rufe der beiden Gegenspieler klangen laut und geradezu schrill; sie wurden teils abwechselnd, teils auch synchron vorgebracht. Manchmal mischten sich die Weibchen mit mehr oder weniger heftigen »pink«-Rufen ein.

Relativ häufig war zu beobachten, daß zwei oder mehr Buchfinken in benachbarten Revieren auf größere Distanz gleichzeitig riefen. Das Vorspiel von Regenrufen führte, wie erwähnt, allerdings nicht zur gleichsinnigen Reaktion der Vögel. Vielmehr reagierten sie auf beide Dialekte entweder durch Verstummen oder durch Stummbleiben, gelegentlich auch mit einsetzendem Gesang.

Gesang und Regenrufe schließen sich gewöhnlich gegenseitig aus. Nur in wenigen Fällen konnte festgestellt werden, daß ein Vogel einzelne Gesangstropfen in die Regenruferien einschob. Diese waren aber meist abgebrochen. Andererseits scheint hohe Gesangsaktivität mit einer geringen Regenrufaktivität einherzugehen. Ein Männchen sang seine Strophen stets so intensiv, daß der Beobachter sich auf 5 m nähern konnte, ohne daß eine Störung eintrat. Von diesem Vogel wurden niemals Regenrufe gehört.

4. Diskussion

4.1 Konstanz der Dialekte

Beide untersuchten Dialekte scheinen sich nicht gegenseitig zu beeinflussen, wie es bei einer großräumigeren Untersuchung im Sinne einer klinalen Verschiebung bei BAPTISTA (briefl. Mitt.) der Fall ist. Wir fanden nur bei einem unter tausenden von gehörten und analysierten Regenrufen eine Art Mischform zwischen den beiden Dialekten. Stattdessen waren bei einem größeren Prozentsatz der Individuen im Untersuchungsgebiet beide Dialekte vorhanden: sie waren Mischrufer. Die Anteile der Dialekte beim Einzelvogel blieben innerhalb bestimmter Grenzen konstant. Sowohl in der Form der Rufe wie in ihrer relativen Häufigkeit scheint eine Festlegung geschehen zu sein. Die Fixierung der Form gilt jedoch sicher nicht für alle Populationen. SICK (1939) fand im Stuttgarter Raum zwar einerseits klare Dialektgrenzen, wo durch ein buchfinkenfreies Areal ein unmittelbarer akustischer Kontakt der Populationen unterbunden war. An anderen Stellen gab es aber Überlappungszonen zwischen den Dialekten, in denen neben den reinen Formen superponierte Mischformen auftraten. Auch THIELCKE (1970) berichtet über einen derartigen Fall: »In einem solchen Mischgebiet verfügt dasselbe Männchen über beide Rufausprägungen, oder es mischt sie zu einer Zwischenform«. Die Entstehung und die Beibehaltung von Kontaktzonen zwischen den Dialektsteinen sollten dringend über längere Zeit in einer Population verfolgt werden. Mittlerweile ist 1984 auch in der hier untersuchten Population ein Mischrufer aufgetreten, der beide Formen synchron mischt.

4.2 Zur Entstehung der Dialekte und der möglichen Bedeutung von Fremdimitation

Daß Buchfinken nicht nur in ihrem Gesang (z. B. THORPE 1958), sondern auch in verschiedenen Rufen (НОТТЕВОИМ 1972) imitierend lernen müssen, um diese Lautäußerungen in typischer art- und populationsspezifischer Form auszubilden, ist seit längerem bekannt. Vergleichende Untersuchungen an Mischsängern (HELB et al. in Vorb.; HELB und BERGMANN i. Dr.) legen nahe, daß Buchfinken bei der Wahl ihrer Vorbilder relativ »blind« sind, d. h. deren visuelle Merkmale kaum beachten. Fehlt ihnen ein arteigenes Vorbild, so wählen sie offenbar weitgehend beliebige andere, die nur eine Voraussetzung erfüllen müssen: Die akustischen Charaktere wie z. B. der phrasierte Aufbau und die Wiederholrfrequenz der Elemente müssen ungefähr »passen«. (Während in den meisten sonstigen Fällen von Mischsängern das artfremde Vorbild immer einer äußerlich sehr ähnlichen Zwillingart angehört, trifft das beim Buchfinken nicht zu. Vielleicht spielt dabei allerdings auch das Fehlen einer Zwillingart eine

Rolle). Möglicherweise gilt dieses Prinzip auch für die Regenrufe. Wie schon erwähnt, hat CONRADS (1982) darauf aufmerksam gemacht, daß es auf Bornholm sehr weitgehende Übereinstimmung zwischen den Regenrufen und den sehr häufig hörbaren Rufen des Sprossers gibt. Bei unseren eigenen Untersuchungen ließ sich zeigen, daß das »huit« mit einem entsprechenden und häufig hörbaren Ruf des Zilpzalps recht gut übereinstimmt. Wir verfügen über weitere, in die gleiche Richtung weisende Daten. Schließen wir einmal aus, daß umgekehrte Beeinflussungen vorgelegen haben, d.h., daß der Zilpzalp vom Buchfinken gelernt hätte. Unter dieser Voraussetzung wird die Aussage, daß Fremdimitation beim Buchfinken stattgefunden hat, umso sicherer (im Sinne der REMANE'schen Homologiekriterien, siehe REMANE 1956), in je mehr verschiedenartigen Fällen wir Übereinstimmung mit sympatrischen artfremden Vorbildern auffinden können. Eine Imitationsaussage stützt dabei die andere bzw. alle zusammen machen eine Aussage über Imitation hochwahrscheinlich. Betrachten wir noch einmal die Sonogramme der Regenrufe bei THIELCKE (1970b) so finden sich (außer den uns schon vertrauten Formen des »Rülschens« und der »huit«-Rufe) im Bereich der jugoslawischen Adriaküste zwei Formen (Abb. 52h und i bei THIELCKE), die eher wie »hooid« klingen und an die Rufe des Fitis (*Phylloscopus trochilus*) erinnern. Obwohl der Fitis dort nicht brütet, dürfte er doch in größerer Zahl zu beiden Zugzeiten auftreten und auch häufig rufen, so daß Buchfinken die Durchzügler hören können. Die Analyse sonstiger Fälle im Vergleich mit den möglichen Vorbildern könnte die Aussage, daß Buchfinken durch Fremdimitation in ihren Regenrufen beeinflusst werden könnten, weiter stärken. Nur für die Rülschrufe und ihre Varianten läßt sich bisher ein Vorbild nicht finden.

Aus alledem läßt sich eine Hypothese zur Erklärung der relativ kleinräumigen Anordnung der Regenruffdialekte beim Buchfinken ableiten: Zunächst ist von einem allgemein verbreiteten Grundmuster (z.B. Rülschen) auszugehen, welches großräumig variiert. In dieses Grundmuster brechen überall kleinräumig Fremdimitationen ein, die nur lokale Ausbreitung erlangen. Sie könnten durch Kopierfehler im Laufe der Zeit verändert werden. Bleiben die Dialektgrenzen länger erhalten, so könnten sich auch Mischformen bilden, die, wenn sie einmal vorhanden sind, auch längere Zeit bestehen bleiben. Bei diesen Prozessen, sowohl beim Eindringen der Fremdimitation als auch bei der Weitergabe, spielt immer die rufspezifische Lerndisposition des Buchfinken eine entscheidende Rolle. Frisch entstandene Fremdimitationen mit deutlichem Kontrast zu bestehenden Mustern könnten zunächst zu klaren Grenzen führen, oder auch zu Mischruffern, wie in unserem Fall. Später könnten sich die Fugen zwischen den Dialekten allmählich verwischen. — Bei alledem muß offenbleiben, wieso es in weiten Teilen des Verbreitungsgebietes, z.B. im gesamten ägäischen Raum, nur einen einzigen Dialekt gibt.

4.3 Zur biologischen Bedeutung der Regenrufe

Nachdem man lange Zeit der Meinung war, daß die Regenrufe ungünstige Witterung ankündigen, hat THIELCKE (1970b) kommentarlos eine andere Auffassung genannt: »Ihre soziale Bedeutung dürfte ähnlich wie der Gesang sein.«

Im folgenden werden Argumente für die These zusammengestellt, daß die Regenrufe beim Buchfinken von der Steuerung, der Ontogenese und den Situationen her, in denen sie auftreten, viel mit dem Reviergesang gemein haben. Diese Argumente müssen dann unter Berücksichtigung der Gegenargumente zu einem Gesamtbild zusammengefügt werden.

- 1) Regenrufe treten nur beim Männchen auf.
- 2) Regenrufe treten nur zur Fortpflanzungszeit auf.

Durch Androgengaben konnte POULSEN (1951) sie allerdings auch im Winter aktivieren. Auch PEITZMEIER (1955) kommt zu dem Schluß, »daß es sich bei dem Regenruf ohne Zweifel um eine in das Fortpflanzungsgeschehen eingebettete Lautäußerung handelt«, was allerdings mehr als Beschreibung denn als Interpretation aufzufassen ist. Das Auftreten der Regenrufe ist jedenfalls ebenso wie der Gesang an bestimmte Titer der männlichen Sexualhormone gebunden.

3) Regenrufe sind oftmals über lange Zeit in monotonen Folgen zu hören, ohne daß bestimmte auslösende Situationen zu erkennen sind, wie sie meist bei Rufen auftreten (THIELCKE 1970b). Wir können dieses Merkmal der Regenrufe »Spontanität« nennen.

4) Regenrufe werden manchmal in regelrechten »Duellen« von zwei benachbarten Männchen geäußert (s.o.), was an intensive Formen des Kontergesangs oder auch an gesangliche Auseinandersetzungen des Fitis (*Phylloscopus trochilus*) nahe der Reviergrenze erinnert (HELB 1975).

5) Regenrufe treten zuweilen in zeitlicher Nachbarschaft mit abgebrochenen Gesangsstrophen auf.

6) Regenrufe werden tradiert wie Gesangsstrophen.

7) Eine Tendenz zum »Strophenrepertoire« zeigt sich in den hier beobachteten Mischrufen.

8) Ebenso wie in Teilen des strophigen Vollgesanges (»kit«-Element, siehe THIELCKE 1962 und 1970a) oder im gesamten Vollgesang (Mischsänger, siehe HELB et al. in Vorb.) ist wahrscheinlich Fremdimitation möglich, wenn arteigene Vorbilder fehlen (siehe obige Ausführungen, 4.2). Dies deutet auf eine erweiterte Lerndisposition hin, wie sie sonst typisch für die formenreichen Gesänge, aber nicht für Rufe zu sein scheint. Sie führt zur Dialektbildung in sehr ausgeprägter Form.

9) Der Vollgesang des nahe verwandten Bergfinken (*Fringilla montifringilla*) besteht ausschließlich aus gedehnten »Regenrufen« (BERGMANN U. HELB. 1982).

Dieser Aufzählung der Argumente für die gesangsartige Natur der Regenrufe steht entgegen, daß diese Rufe nicht wie normalerweise die Gesänge durch Vorspiel von Tonbandaufnahmen ausgelöst werden konnten. HELB (briefl. Mitt.) ist dies jedoch gelungen. Er stellte eine Aktualgenese von Regenrufen zu Gesang fest. Sonst scheinen Regenrufe durch schwache Störungen ausgelöst zu werden, was u.U. auch für Gesänge gilt. Wenn wir alle genannten Argumente zusammenfassen, so können wir schließen: Regenrufe treten an die Stelle des Vollgesanges, wenn dieser durch zu geringe Handlungsbereitschaft seine Schwelle nicht erreicht. Die verringerte Handlungsbereitschaft kann durch äußere wie innere Bedingungen zustandekommen. Die Hypothese von der gesangsartigen Bedeutung der Regenrufe ist hiermit aufgrund verschiedener Beobachtungen erneut formuliert. Sie macht eine ganze Reihe von beschreibenden und experimentellen Untersuchungen nötig, die zu ihrer Verifizierung oder Falsifizierung beitragen können.

4.4 Rufe anstelle von Gesang

Rufe und Gesänge als eigene und unterschiedliche Klassen von Vokalisationen sind immer schon schwer gegeneinander abzugrenzen gewesen (THIELCKE 1970b). Man hat solche Abgrenzungen mit Hilfe rein deskriptiver wie auch funktioneller Kriterien versucht. Die deskriptiven Kriterien werden in ihrer Anwendbarkeit dann fraglich, wenn Rufe relativ

kompliziert sind, und andererseits dann, wenn sehr einfache Gesänge auftreten, unter den europäischen Singvögeln beispielsweise beim Grauschnäpper (*Muscicapa striata*) und beim Kernbeißer (*Coccothraustes coccothraustes*); vgl. BERGMANN & HELB 1982). Darüber hinaus müssen wir uns klarmachen, daß die Einteilung in Rufe und Gesänge ihren Ausgang von den Vokalisationen der Singvögel genommen hat, auch noch leicht auf einige andere Vogelgruppen wie z.B. Hühnervögel übertragen werden kann, aber bei weiteren Gruppen nicht mehr sinnvoll ist.

Doch auch bei Singvögeln deuten sich zunehmend Fälle an, in denen Rufe mit gesangsartigen Funktionen auftreten: Die komplizierten alarmrufartigen Strophen von Samtkopfgrasmücken (*Sylvia melanocephala*) scheinen außerhalb der Fortpflanzungszeit in gewissem Maß an die Stelle des Gesangs zu treten (BERGMANN 1972). Ähnliches dürfte für die strophigen Alarmrufformen des Zaunkönigs (*Troglodytes troglodytes*) gelten (ZUCCHI et al., in Vorb.). Bei der Wacholderdrossel (*Turdus pilaris*), deren Vollgesang zu einem schwätzenden Fluggesang abgebaut worden ist, scheint ein Revierruf bei der Abgrenzung des Territoriums mitzuwirken (HAAS 1980, BERGMANN u. HELB in LÜBCKE u. FURRER i. Dr.). Bei Krähenvögeln, deren schwätzender leiser Subsong nicht zur Reviermarkierung verwendet wird, gibt es für diese Situation einen hochritualisierten, strukturierten Krähruf (THOMPSON 1982). Die Beispiele für Rufe mit Gesangsfunktion ließen sich wahrscheinlich beliebig vermehren. Für eine Unterscheidung der beiden Klassen kommen daher funktionelle Kriterien immer weniger infrage. Wo auch die deskriptiven Kriterien nicht mehr ausreichen, ist der Versuch einer solchen Unterscheidung überhaupt als fragwürdig anzusehen.

Schließlich ist darauf hinzuweisen, daß in stammesgeschichtlicher Sicht Gesänge wahrscheinlich aus Rufen entstanden sind. Rufe gehen auch in der Ontogenese den Gesängen im allgemeinen voraus. Es gibt zudem zahlreiche Fälle, in denen sich im Rahmen einer Aktualgenese (siehe IMMELMANN 1982) aus einer Folge von Rufen oder rufartigen Elementen Gesang kurzfristig entwickelt (BERGMANN et al. 1984). Vielfach sind solche Aktualgenesen sogar hochgradig ritualisiert worden, d.h. die Strophen des normalen Vollgesangs beginnen regelmäßig mit einigen rufartigen Elementen, z.B. bei vielen Ammernarten (vgl. BERGMANN & HELB 1982) oder beim Zebrafinken (*Poephila guttata*, SOSSINKA & BÖHNER 1980). Beim Buchfinken können wir uns vorstellen, daß eine aktualgenetische Vorstufe des Gesangs in Form der Regenrufe als Ausdruck einer »typischen Intensität« verfestigt worden ist. Warum dies anscheinend nur beim Buchfinken und beim Bergfinken in dieser extremen Form geschehen ist, bleibt vorerst rätselhaft.

Literatur

- BERGMANN, H.-H. (1972): Eine vergleichende Untersuchung von Alarmrufen vier mediterraner Grasmückenarten. *Z. Tierpsychol.* 30, 113-131. — BERGMANN, H.-H., & H. W. HELB (1982): Stimmen der Vögel Europas. München. — BERGMANN, H.-H. & J. WEISS (1974): Mischformen von Lautäußerungen bei der Haubenlerche (*Galerida cristata* L.). *Z. Tierpsychol.* 35, 403-417. — BERGMANN, H.H., S. ZIETLOW U. H. W. HELB (1984): Aktualgenese des Gesangs am Beispiel der Rohrammer (*Emberiza schoeniclus*). *J. Orn.* 125, 59-67. — CONRADS, K. (1976): Studien an Fremddialekt-Sängern und Dialekt-Mischsängern des Ortolans (*Emberiza hortulana*). *J. Orn.* 117, 438-450. — CONRADS, K. (1982): Imitieren Buchfinken (*Fringilla coelebs*) auf Bornholm den Alarmruf des Sprossers (*Luscinia luscinia*)? *J. Orn.* 123, 100-105. — DE-TERT, H. (1982): Regenruffdialekte in einer Population des Buchfinken (*Fringilla coelebs* L.) Staatsexamensarbeit, Osnabrück. — HAAS, V. (1980): Ethologische und ökologische Untersuchungen an süd-deutschen Wacholderdrosseln (*Turdus pilaris* L.) unter besonderer Berücksichtigung des Koloniebrütens. Dissertation, Tübingen. — HELB, H.-W. (1975): Änderungen des Informationsgehalts im Gesang des Fitis (*Phylloscopus t. trochilus*) durch akustisch simulierte Rivalität. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1975, 144. — HELB, H.-W. & H.-H. BERGMANN (1982): Mixed Singers: Their Relevance to Song Learning and Systematics. *Acta XVIII Congr. Internat. Ornithol. Moskau. i. Dr.* — HEYDER, R. (1954): Ist der Regenruf des Buchfinken (*Fringilla coelebs*) wetterbedingt? *Orn. Mitt.* 6, 195-196. — IMMELMANN, K. (1982): Wörterbuch der Verhaltensforschung. Berlin. — LEPIKSAAR, J. (1942): Über den »Regenruf« des männlichen Buchfinken in Estland. *Orn. Mon. Ber.* 50, 127-128. — LÜBCKE, W. & R. K. FURRER: Die Wacholderdrossel. NBB, Wittenberg Lutherstadt, im Dr. — MARLER, P. (1956a): The Voice of the Chaffinch and its Function as a Language. *Ibis* 98, 231-261. — MARLER, P. (1956b): Behaviour of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*). *Behaviour Suppl.* 5, 1-184. — MÜLLER, A. (1927): Das Rülschen des Buchfinken. *Orn. Mon. Ber.* 35, 140-141. — NOTTEBOHM, F. (1972): Neural Lateralization of Vocal Control in a Passerine Bird. II. Subsong, Calls and a Theory of Learning. *J. of Experimental Zoology* 179, 35-49. — PEITZMEIER, J. (1955): Zur Deutung des »Regenrufs« des Buchfinken (*Fringilla coelebs*). *J. Orn.* 96, 147-152. — POULSEN, H. (1951): Inheritance and learning in the song of the Chaffinch (*Fringilla coelebs* L.). *Behaviour* 3, 216-228. — POULSEN, H. (1958): The Calls of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*) in Denmark. *Dansk Ornithologisk Forening Tidsskrift* 52, 89-105. — REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig, 2. Aufl. — SICK, H. (1939): Über die Dialektbildung beim »Regenruf« des Buchfinken. *J. Orn.* 87, 568-592. — SICK, H. (1950): Der Regenruf des Buchfinken (*Fringilla coelebs*). *Vogelwarte* 15, 236-237. — SOSSINKA, R., u. J. BÖHNER (1980): Song Types in the Zebra Finch (*Poephila guttata castanotis*) *Z. Tierpsychol.* 53, 123-132. — STEINBACHER, F. (1927): Das »Rülschen« des Buchfinken. *Orn. Mon. Ber.* 35, 109. — THIELCKE, G. (1962): Die geographische Variation eines erlernten Elementes im Gesang des Buchfinken (*Fringilla coelebs*) und des Waldbaumläufers (*Certhia familiaris*). *Die Vogelwarte* 21, 199-202. — THIELCKE, G. (1970a): Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen. *Die Vogelwarte* 25, 204-229. — THIELCKE, G. (1970b): Vogelstimmen. Berlin, Heidelberg, New York (Springer). — THOMPSON, N. S. (1982): A Comparison of Cawing in the European Carrion Crow (*Corvus corone*) and the American Common Crow (*Corvus brachyrhynchos*). *Behaviour* 80, 106-117. — THORPE, W. H. (1958a): The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*). *The Ibis* 100, 535-570. — VOIGT, A. (1920): Excursionsbuch zum Studium der Vogelstimmen. Leipzig. — ZEDLITZ, O. GRAF (1927): Das »Rülschen« des Buchfinken. *Orn. Mon. Ber.* 35, 140.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [6](#)

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

Artikel/Article: [Regenruffdialekte von Buchfinken \(*Fringilla coelebs* L.\): Untersuchungen an einer Population von Mischruffem 101-118](#)