

Hans-Heiner Bergmann

Individuelle Merkmale von Lautäußerungen der Vögel

Meinem Biologielehrer Eduard Schoof zum 70. Geburtstag
gewidmet.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die
Förderung meiner Arbeit.

1. Einleitung

Wenn wir im Freiland Vögel beobachten, dann geht es uns zuerst darum, sie nach ihrer Art richtig zu bestimmen. Die Lautäußerungen bieten dafür oft eine ausgezeichnete Hilfe. Sie sind für jede Vogelart charakteristisch. Sowohl die Gesänge als auch die Rufe sind artspezifisch. Selbst die Natur bedient sich akustischer Signale zur Artbestimmung und hat sie im Dienste dieser Funktion besonders entwickelt. Denken wir an die zahlreichen Beispiele von Zwillingssorten bei Vögeln, die morphologisch sehr ähnlich, aber in den Gesängen deutlich verschieden sind: *Fitis-Zilpzalp*, *Waldbaumläufer-Gartenbaumläufer*, *Sommergoldhähnchen-Wintergoldhähnchen*, *Grünspecht-Grauspecht*. Sie haben ihren Gesang von dem der Zwillingssort "verschieden gemacht", um von Artgenossen mit Sicherheit "verstanden" zu werden und um Verwechslungen, z.B. bei der Paarbildung, auszuschließen. Die Differenzierung des Gesangs ist nicht durch "Einsicht" der Individuen vor sich gegangen, sondern innerhalb der stammesgeschichtlichen Entwicklung eingetreten.

Innerhalb ihres artspezifisch konstanten Rahmens lassen die Lautäußerungen individuelle Variation zu, soweit sie die Art-erkennung nicht beeinträchtigt. Individuelle Variation ist Voraussetzung für individuelles Erkennen.

Wenn mehrere Individuen einer Art für längere oder kürzere Zeit als Gruppe zusammenleben und ihren Zusammenhalt auch ge-

genüber anderen Gruppen derselben Art aufrechterhalten wollen, müssen sie einander erkennen können. Das gilt schon für die kleinste Gruppe wie die Partner eines Paars (LAMPRECHT 1973), aber auch für alle Mitglieder einer Familie, für die Glieder in einem Rangordnungssystem, für die Nachbarn in einem Territorialsystem, kurz, für alle höheren Sozialsysteme im Tierreich (WICKLER 1976).

Individuelles Erkennen kann über verschiedene Wahrnehmungsbeziehe ermöglicht werden. Viele Säugetiere erkennen einander am Geruch. Bei uns Menschen ist diese Fähigkeit vorhanden, aber nicht sehr leistungsfähig (HOLD & SCHLEIDT 1977). Wir benutzen vor allem den Gesichtssinn, aber auch das Gehör. Ein weibliches Rentier (*Rangifer tarandus*) und sein Kalb erkennen sich gegenseitig an charakteristischen Lautsignalen (ESPMARK 1971). Bei Vögeln spielt neben optischen Signalen die akustische Verständigung eine dominante Rolle. In der vorliegenden Darstellung wird versucht, anhand von Literatur und eigenen Beobachtungen eine Übersicht über individuelles akustisches Erkennen bei Vögeln und seine strukturelle Basis in ihren Lautäußerungen zu geben.

2. Allgemeines zur akustischen Kommunikation der Vögel

Die Lautäußerungen der Vögel sind kommunikative Signale, die fast ausnahmslos der Verständigung zwischen Artgenossen dienen. Biologische Kommunikation bedeutet in unserem Fall, daß ein von einem Sender erzeugtes Signal von einem Empfänger aufgenommen wird, der daraufhin sein Verhalten ändert (CULLEN 1972). Voraussetzung hierfür ist eine gemeinsame "Sprache". Oft wirkt die Verhaltensänderung des Empfängers auf den Sender zurück, so daß das Kommunikationssystem zyklisch arbeitet. Der Informationsfluß zwischen Sender und Empfänger kann dabei die folgenden Nachrichten enthalten:

- a) Identität des Senders: Artzugehörigkeit, Geschlecht, Individuum
- b) Zustand des Senders: Art seiner Handlungsbereitschaft (z.B. Alarmierung, Aggressivität); Grad seiner Handlungsbereitschaft (Ausmaß der Erregung)
- c) Ort des Senders: Richtung, Entfernung

Ein akustisches Signal, das die individuelle Identität des Senders mitteilt, muß unverwechselbare und konstante individuelle Merkmale enthalten, die vom arteigenen Empfänger erkannt werden können.

Man kann Individualität von Signalen auf zwei Erkenntnisebenen untersuchen, auf der strukturellen und der funktionellen. Im strukturellen Bereich suchen wir nach meßbaren und konstanten Unterschieden in den Signalen verschiedener Individuen. Ob diese Unterschiede funktionell wirksam sind, können wir nur durch quantifizierende, meist experimentelle Untersuchung am Empfänger beurteilen.

Wir wollen im folgenden die uns bekannten Beispiele individueller Lautsignale nach Funktionsbereichen geordnet betrachten.

3. Funktionsbereiche mit individueller Verständigung

Individuelle Verständigung ist besonders im Funktionsbereich des Erkennens zwischen Eltern und ihren unselbständigen Jungen ausgeprägt. Die Verwechslungsgefahr vergrößert sich, wenn viele Artgenossen dicht beieinander leben. Daher stammen zahlreiche Beispiele für individualisierte Signale von Kolonievögeln.

3.1 Elternrufe

Trottellummen (*Uria aalge*) sind Alken, die kolonieweise an steilen Felsabhängen von Inseln des Nordmeers brüten. Nähert sich der Kolonie ein Feind, so fliegen die Altvögel davon; die Jungen verstecken sich. Nach der Rückkehr der Altvögel läuft jedes Junge wieder gezielt zu seinen Eltern hin. Es erkennt sie an ihren Stimmfühlungslauten. Diese bestehen aus einem schrillen Quarren und sind nach ihrer Silbenzusammensetzung von Individuum zu Individuum verschieden. Die Jungen hören sie schon im Ei während des Schlüpfens und lernen sie dabei kennen (TSCHANZ 1968).

Auch die Fischrufe der heimkehrenden Brandseeschwalben (*Sterna sandvicensis*) sind individualspezifisch in ihrer Struktur. Sie bestehen aus drei aufeinander folgenden Klanganteilen, die sich nach Dauer, Feinstruktur und Tonhöhe unterscheiden (HUTCHISON et al. 1968). Wir wissen hier allerdings nicht, ob an einzelnen Merkmalen oder an seiner gestaltlichen Gesamtheit

der Elternruf individuell erkannt wird. Bei der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo*) ist nachgewiesen, daß Jungvögel ihre Eltern am Ruf erkennen (STEVENSON et al. 1970).

Die Rufe männlicher Baßtölpel (*Sula bassana*) unterscheiden sich voneinander vor allem im Lautstärkeverlauf. Die Konstanz dieses Merkmals ließ sich mit Hilfe einer Computeranalyse quantitativ nachweisen (WHITE et al. 1970, WHITE & WHITE 1970). Junge nordamerikanische Aztekenmöwen (*Larus atricilla*) lernen ebenso wie die Jungen anderer Möwenarten innerhalb ihrer ersten Lebenswoche die Rufe ihrer Eltern kennen (BEER 1969, 1970). Ähnliches ist für Hühnervögel bekannt. Haushuhnküken (*Gallus gallus*) lernen es, die individuellen Gluckrufe ihrer Mutter von anderen zu unterscheiden (EVANS & MATTSON 1972, vgl. auch COWAN 1974). Ob auch nestjunge Singvögel zu dieser Leistung befähigt sind, ist nicht untersucht.

3.2 Jungenrufe

Wenn Jungvögel in der Kolonie das Nest verlassen haben, aber noch nicht selbständig sind, ist es für die Eltern wichtig, ihre Sprößlinge aus der Schar der Altersgenossen herauszufinden, beispielsweise um sie füttern zu können. Junge Tordalken (*Alca torda*) äußern zu dieser Zeit einen pfeifenden und durch auffällige Tonhöhen Schwankungen gekennzeichneten "Wasserruf". Er ist von Jungtier zu Jungtier verschieden. Die Eltern lernen ihn schon vom 4. Lebenstag der Küken ab kennen und unterscheiden (INGOLD 1973). Bei Trottellummen erreichen die Jungentöne erst am Ende der 3. Lebenswoche ihre volle individuelle Prägnanz (SCHOMMER & TSCHANZ 1975). Individuell unterschiedliche Jungentöne sind auch bei verschiedenen Gänsearten festgestellt worden (WÜRDINGER 1970).

Bei jungen Dohlen (*Coloeus monedula*) findet man individuell verschiedene Formen des kurzen "kia"-Rufes. Die Jungen selbst können ihre Nestgeschwister daran erkennen. Zieht man sie paarweise auf, so daß sie einander nicht sehen aber hören können, so richten sie ihr Bettelgeschrei nach dem Flüggewerden fast ausschließlich auf den akustisch bekannten Partner und gehen mit ihm eine Bindung ein. Die Jungentöne könnten demnach die Funktion haben, Nestgeschwister zusammenzuhalten. Gleichzeitig sind rufende Jungen für die Eltern leichter auffindbar (SJÖLAN-

DER, briefl. Mitt.). Aufgrund dieser Deutung ergibt sich die Frage, ob individuelle Erkennbarkeit nicht auch bei den Jungvögeln territorial siedelnder Vogelarten von Vorteil wäre. Beim Rauhfußkauz (*Aegolius funereus*) bleiben die ausgeflogenen Jungen in der näheren Umgebung der Nisthöhle, wo sie den Tag unbeweglich und in Deckung verbringen. Nach Einbruch der Dunkelheit beginnen sie, Standortlaute auszustoßen, mit denen sie den Eltern ihren inneren Zustand (Hunger) und Aufenthaltsort kundtun. Diese Rufe sind schrille, kurze Kreischlaute, die sich durch ihren Anteil an Geräuschhaftigkeit individuell unterscheiden lassen (Abb. 1; WEISS, persönl. Mitt.). Beim Zu-

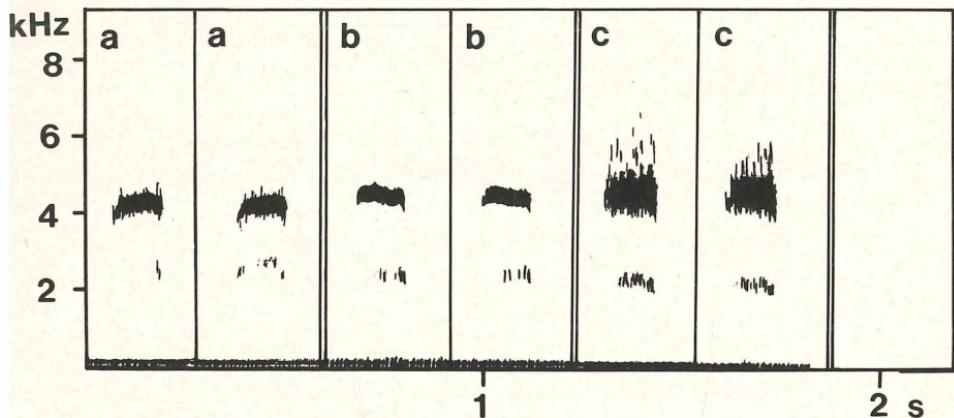


Abb. 1: Sonagramme von Standortlauten dreier junger Rauhfußkäuze (*Aegolius funereus*), die aus dem gleichen Nest stammen. a,b,c jeweils zwei Rufe der drei Individuen. Sie unterscheiden sich voneinander durch unterschiedlichen Grad von Geräuschhaftigkeit.

standekommen dieser Unterschiede könnte die Altersdifferenz mitspielen: Nestgeschwister sind bei Eulen alle unterschiedlich alt. Dies müßte durch eine Längsschnittuntersuchung geklärt werden. Ebenfalls ist unklar, ob Eltern bzw. Geschwister auf ihnen bekannte Jungenrufe anders reagieren als auf unbekannte. Bei jungen Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*) treten nach dem Flüggewerden Standortlaute ("idat") auf, die individuell auffallend verschieden sind (Abb. 2; BERGMANN, unveröff.). Entsprechendes gilt für andere Grasmückenarten.

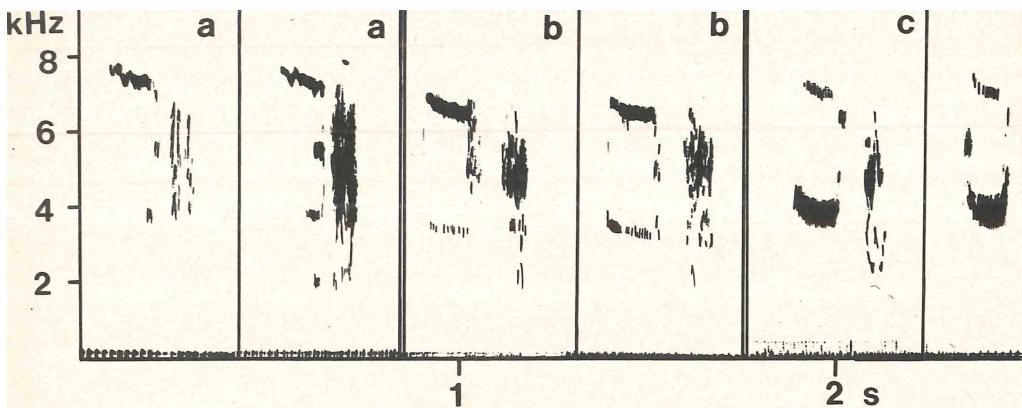


Abb. 2: Standortlaute eben ausgeflogener Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*), mit "idat" umschreibbar. a,b,c je zwei Rufe desselben Individuums. Unterschiede sind besonders im ersten Teil des Rufes zu erkennen.

Wir dürfen demnach vermuten, daß individualisierte Signale im Eltern-Jungenverband weiter verbreitet sind als bisher festgestellt wurde. Deskriptive und experimentelle Untersuchungen hierzu sind dringend erwünscht, besonders im Hinblick auf die ontogenetische Entwicklung.

3.3 Andere Rufe

Rufe, die nicht der Verständigung zwischen Eltern und Jungvögeln dienen, sind bisher nur wenig auf individuelle Differenzierung hin untersucht worden. Strukturelle Unterschiede wurden bei den sogenannten Lockrufen des Dompfaffs (*Pyrrhula pyrrhula*) nachgewiesen (WILKINSON & HOWSE 1975). Die Sardengrasmücke (*Sylvia sarda*), ein Endemit auf den Inseln des westlichen Mittelmeers, verfügt in ihren Alarmrufen über auffällige geographische und individualtypische Unterschiede (BERGMANN & BERGMANN 1976). Bei einer Population auf der Insel Formenterra (Pityusen) sind die Rufe 2- oder 3-silbig, sie bieten Variationsmöglichkeiten in der Element- und Intervalldauer, in der Ausbildung des harmonischen Spektrums und im Tonhöhen-schwerpunkt, sind aber für jedes Individuum über längere Serien hin konstant (Abb. 3).



Abb. 3: Alarmrufe von Sardengrasmücken (*Sylvia sarda*) aus Formentera. a 6 dreisilbige Rufe eines Individuums
 b 6 zweisilbige Rufe eines anderen Individuums
 c 6 zweisilbige Rufe eines handaufgezogenen Vogels (ded. Dr. P. Berthold)
 d Alarmrufe von 8 verschiedenen Individuen von Formentera. Aus BERGMANN & BERGMANN 1976.

Die genauesten Kenntnisse haben wir über die Flugrufe von Zeisigen und anderen Angehörigen der Gattung *Carduelis*. Bei mehreren amerikanischen Arten beherrscht jedes Individuum bis zu drei verschiedene Flugruffformen. Die Flugrufe der beiden Partner eines Paares stimmen auf das Genaueste überein. Das wird durch Nachahmen erreicht. Wenn zwei Vögel sich miteinander ver-

paaren, so ändert einer von ihnen oder beide die Flugrufe so lange, bis ein gemeinsames Muster gefunden ist. Die Lernfähigkeit hängt nicht von einem bestimmten Lebensalter oder einer Entwicklungsphase und auch nicht vom Geschlecht ab. Es können sich selbst zwei in Gefangenschaft gehaltene Individuen verschiedener Arten in ihren Flugrufen aufeinander abstimmen. Individuelles Erkennen auf dieser Basis ist auch experimentell nachgewiesen (MUNDINGER 1970). Eine soziale Bedingung für diese besondere Lernfähigkeit der Gattung *Carduelis* scheint zu sein, daß die Vögel zeitweise in Trupps auftreten und innerhalb dieser Trupps die einzelnen Paarbindungen aufrechterhalten werden. Selbst während der Brutzeit sind die Reviere kolonieartig zusammengelagert (NEWTON 1972). Neuerdings sind paarspezifische Flugrufe auch beim europäischen Berghänfling (*C. flavirostris*) nachgewiesen worden (MARLER & MUNDINGER 1975).

3.4 Gesänge

Gesänge sind gegenüber den Rufen meist kompliziertere, zusammengesetzte Lautäußerungen. Ihre Funktionen liegen in der Reviermarkierung, dem Anlocken von Weibchen, der Stabilisierung der Paarbindung sowie der Synchronisation und Stimulation der Partner (THIELCKE 1970 b). Nicht alle diese Funktionen müssen immer vorhanden sein. Beim afrikanischen Senegal-Amarant (*Lagonosticta senegala*) beispielsweise hat der Gesang nur sexuelle und keine territoriale Bedeutung (SULLIVAN 1976). Nach unserem Verständnis ist Gesang nicht auf Singvögel beschränkt. Auch das Krähen von Haushähnen ist Gesang, und selbst Pinguine können singen.

Für Kaiserpinguine (*Aptenodytes forsteri*) ist es wichtig, daß die Partner eines Paares in der Kolonie Kontakt halten können. Hierzu dient eine von beiden Geschlechtern hervorgebrachte quarrende Strophe, die sich in Elemente unterschiedlicher Dauer aufgliedert. Die Strophen der Weibchen sind im Mittel kürzer; sie bestehen auch aus kürzeren Elementen als die der Männchen. Jedes Individuum hat seine Strophe innerhalb des art- und geschlechtsspezifischen Rahmens nach einem anderen konstanten Muster gegliedert. Allein die zeitliche Gliederung des Signals garantiert anscheinend das individuelle Erkennen. Dies ist leider nicht experimentell geprüft (JOUVENTIN 1972).

Gegenüber dem koloniebrütenden Pinguin haben wir es im folgenden mit territorialen Arten zu tun, bei denen der Gesang wenigstens teilweise der Reviermarkierung dient. Bei dem ganzjährig territorialen und ortsfesten Haselhuhn (*Bonasa bonasia*) besteht der Gesang der Hähne aus einer extrem hohen Pfeilstrophe, die von Hahn zu Hahn verschieden ist, aber von jedem Individuum in der Regel sehr konstant beibehalten wird (Abb. 4). In einigen Fällen ließ sich dies für mehr als ein Jahr nachweisen (BERGMANN et al. 1978). Die Strophen verschiedener Hähne einer Population unterscheiden sich auch hier im wesentlichen in der zeitlichen Gliederung und der Silbenzahl. Die Unterschiede in der Tonhöhe bzw. im Tonhöhenverlauf sind gering (Abb. 5). Wir wissen jedoch auch bei dieser Art nichts über das individuelle Erkennen der Signale (BERGMANN et al. 1975).

Individuelle Gesangsmerkmale gibt es auch bei Singvögeln, aber in anderer Form als bei den bisher besprochenen Nicht-Singvögeln. Klassisches Beispiel ist der Buchfink (*Fringilla coelebs*). Er verfügt angeborenermaßen über ein grobes Grundgerüst des artspezifischen Gesangs. Er bedarf, um ihn vollständig und arttypisch auszubilden, sowohl eines Vorbildes, das er nachahmen kann, als auch des eigenen Gehörs zur Kontrolle seiner Lernleistung (THORPE 1954, 1958). Überdies singt er normalerweise eine Reihe verschiedener Strophentypen im Wechsel (HINDE 1958), wie es viele andere Singvögel mit stereotypen Strophen ebenfalls tun.

In einem kleinen Feldgehölz bei Mellnau, Krs. Marburg/L., Hessen, sangen im Frühjahr 1972 sechs Buchfinken-Männchen (Abb. 6). Das Repertoire dieser Kleinpopulation bestand aus insgesamt 8 verschiedenen Strophentypen, die im Sonogramm identifizierbar sind (Abb. 7). Vogel 1 und 5 sangen zu Beginn der Saison je 4, die übrigen je 2 verschiedene Strophen im Wechsel. Dabei wurden Strophentyp a und b von drei verschiedenen Vögeln beherrscht, c, e, g und h von je zwei Individuen und nur d und f von je einem Individuum (vgl. Abb. 6). Es gab also keinen Vogel, der sein Strophenrepertoire ganz für sich allein besessen hätte. Trotz der Repertoire-Überlappung ist jeder Vogel an seinem Gesamtrepertoire identifizierbar. Die Strophen vom gleichen Typ sind im übrigen bei den verschiedenen Individuen nicht völlig identisch, sondern in Feinheiten unterschieden. Spielt man

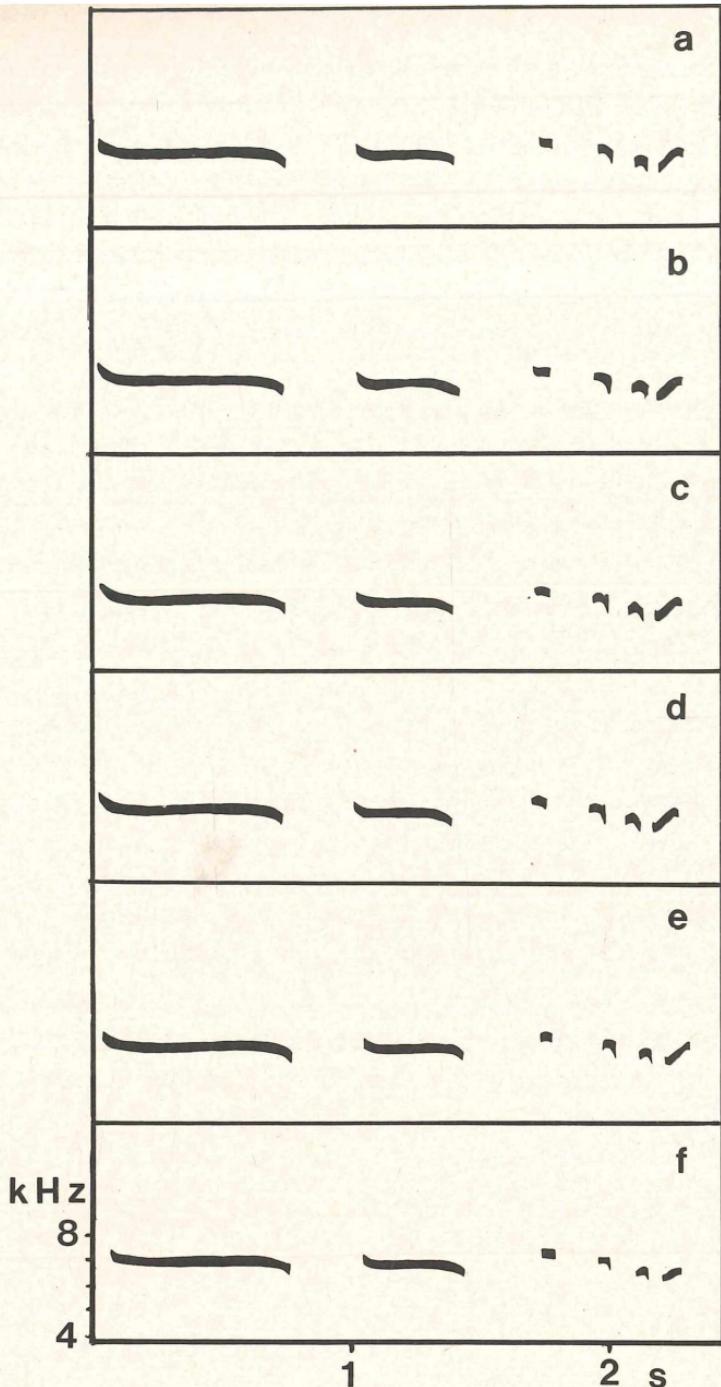


Abb. 4: Gesang des Haselhuhns (*Bonasa bonasia*). 6 Strophen eines Individuums aus einer ostpolnischen Population. Die Strophen sind einander sehr ähnlich. Aus BERGMANN et al. 1975.

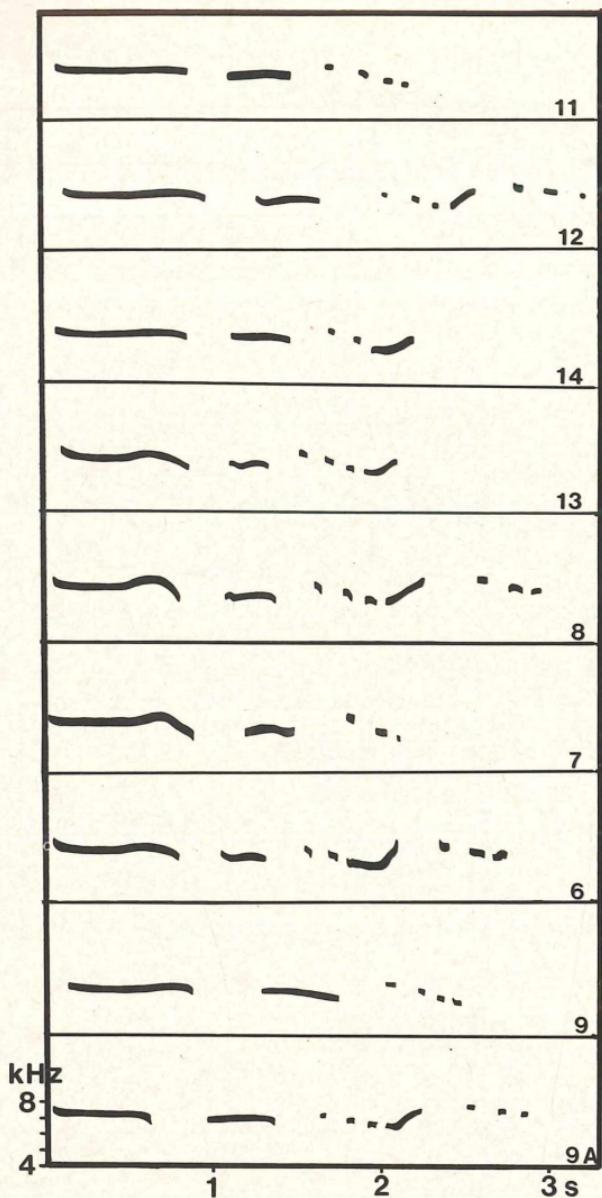


Abb. 5: Gesangsstrophäen von 9 verschiedenen Haselhähnen aus dem Nationalpark von Białowieża, Ostpolen. Alle Strophäen sind nach Zahl und Form der Elemente verschieden. Aus BERGMANN et al. 1975.

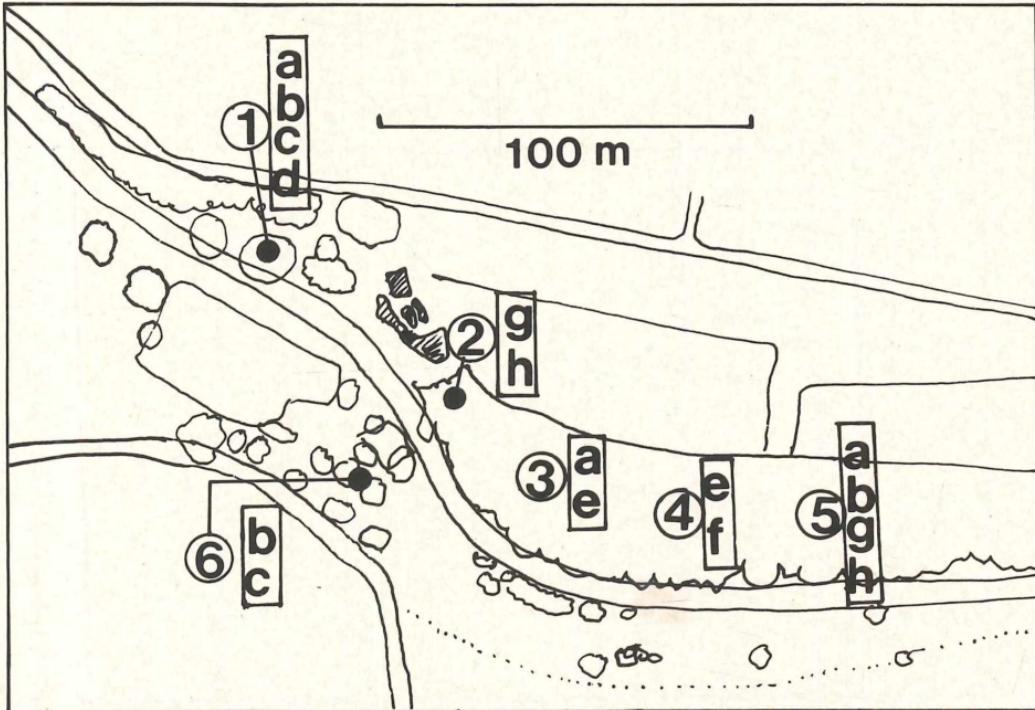


Abb. 6: Strophensystem einer kleinen Population des Buchfinken (*Fringilla coelebs*) in einem Feldgehölz bei Mellnau, Krs. Marburg, Hessen. Die Ziffern bzw. die mit ihnen verbundenen schwarzen Punkte geben den Standort des Sängers an, in den Kästen sind die Strophentypen genannt, die sie singen (vgl. Abb. 7).

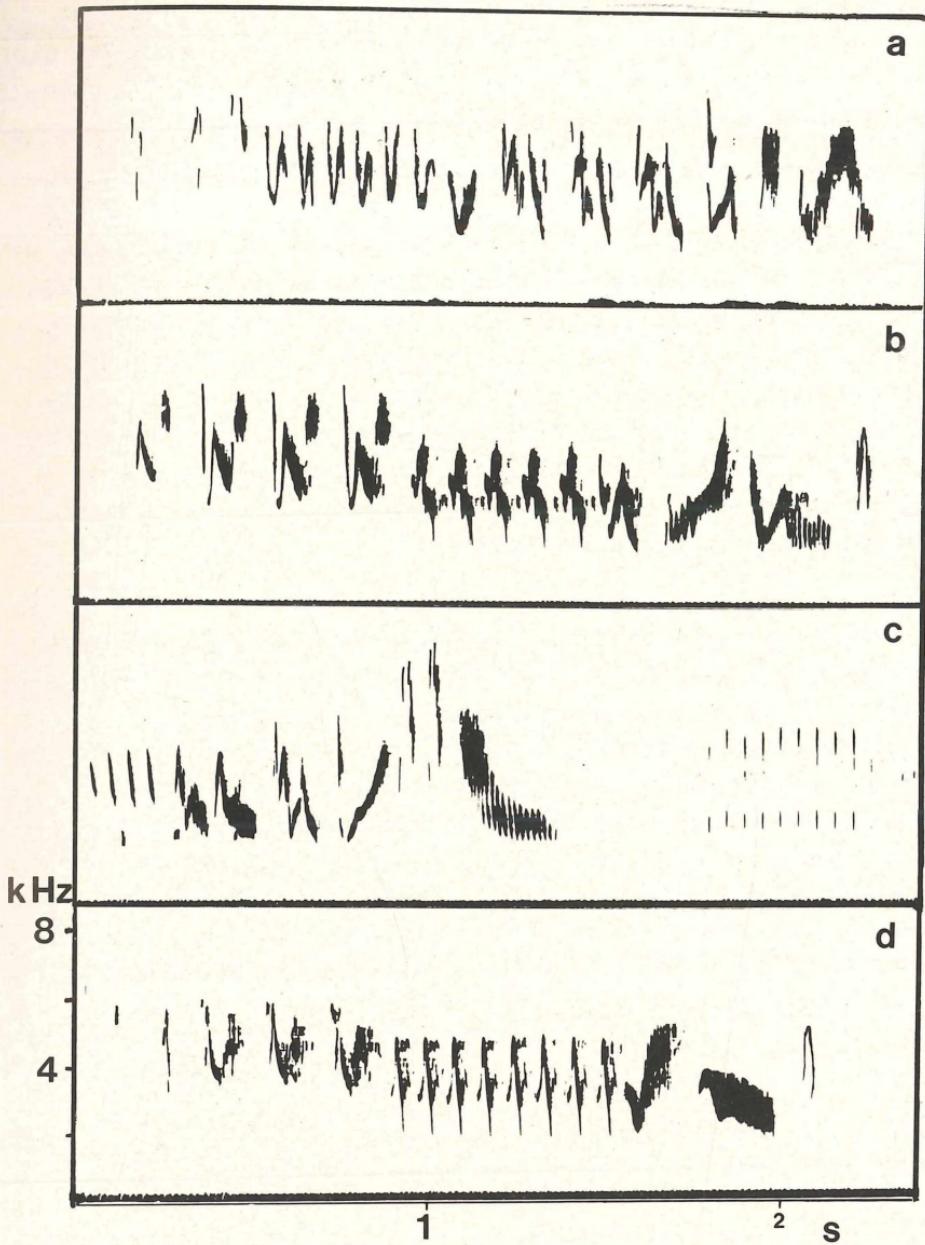


Abb. 7: a-d Die vier Strophen von Buchfink 1, Frühjahr 1972, bei Mellnau, Krs. Marburg. Strophe c ist sehr kurz, daran schließt sich ein knarrendes Rattern an, das Buchfinken im frühen Frühjahr häufig hören lassen.

einem Buchfinken seine eigenen Strophen vor, so reagiert er sehr aggressiv darauf, am stärksten auf diejenige Strophe, die er am häufigsten singt (HINDE 1958). Er weiß also seine eigenen Strophen wohl zu unterscheiden.

Das Vorkommen von Strophensystemen dieser Art ist bei Singvögeln weit verbreitet. Anders liegen die Verhältnisse bei den kontinuierlich singenden Formen, die ihre Gesänge nicht in stereotype, wiederholbare Strophen aufgliedern. Hierher gehören einerseits Arten mit extrem einförmigen Gesang wie die Schwirle (Gattung *Locustella*), andererseits solche Arten mit unübersehbar variablem, oft mit Imitationen artfremder Lautäußerungen angereichertem Repertoire, wie z.B. der Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus palustris*). Gerade beim letzteren Typ wird man individuelle Unterschiede schwer nachweisen können, weil die Variabilität allzu groß ist.

Kehren wir zu den Arten mit Strophenrepertoire zurück. Individuelles Erkennen am Gesang sollte im Funktionskreis Territorium vor allem für Inhaber benachbarter Reviere bedeutsam sein. Tatsächlich hat eine Reihe von Autoren bei verschiedenen Singvögeln gefunden, daß Revierinhaber unterschiedlich auf den vom Tonband vorgespielten Gesang eines Reviernachbarn und eines fremden Artgenossen reagieren (WEEDEN & FALLS 1959 beim Ofenvogel *Seirrus aurocapillus*; BROOKS & FALLS 1975 bei der Weißkehlammer *Zonotrichia albicollis*; EMLEN 1971 bei der Indigoammer *Passerina cyanea*; PETRINOVICH & PEEKE 1973 bei der Weißkopfammer *Zonotrichia leucophrys* und schließlich KREBS 1976 bei der Kohlmeise *Parus major*). In allen Fällen war die aggressive Reaktion auf den bekannten Gesang des Nachbarn geringer als auf einen fremden Gesang. Diese Reaktionsminderung wird auf den Lernvorgang der Gewöhnung (Habituation) zurückgeführt. Gewöhnung tritt immer dann ein, wenn ein Reiz häufig und ohne nachfolgende Verstärkung geboten wird. Das Ergebnis ist in hohem Maße reizspezifisch, d.h. bei geringen Änderungen der Reizkonstellation wird die Reaktion wieder ausgelöst. Unter geeigneten Bedingungen können sich Singvögel sogar an art-eigene Alarmrufe gewöhnen (ZUCCHI & BERGMANN 1975). Wir fragen uns nun, ob durch derartige Gewöhnung nicht die biologische Bedeutung des territorialen Signals schließlich ganz aufgehoben wird. Die Deutung hierzu besagt: Die Wirkung des Gesangs

wird gegenüber Reviernachbarn reduziert, nachdem die Reviergrenzen festgelegt und nicht mehr umstritten sind. Den Vorteil hat jeweils der Empfänger, der nicht mehr auf jede Strophe seines Nachbarn mit voller Aggression reagiert und auf diese Weise Energie und Risiko spart. Ein fremder Artgenosse allerdings würde mit seinem Gesang wieder volle Reaktion auslösen, da Gewöhnung spezifisch ist.

Hinzu kommt die Wirkung von "Anti-Gewöhnungs-Mechanismen". Ein Repertoire aus mehreren Strophentypen erschwert die Gewöhnung. Die Reaktionsminderung tritt nicht so rasch und nicht so vollständig ein, wenn mehrere verschiedene Strophen im Wechsel gesungen werden. Sie wird auf einem Niveau abgefangen, das höher liegt als bei einer Einzelstrophe, die sich ständig wiederholt. Auch auf einen Eindringling wirkt ein Strophenrepertoire stärker abweisend als eine Einzelstrophe (KREBS 1976 und mündl. Mitt.).

Über diese die Gewöhnung einschränkende Variabilität verfügen Arten wie das Haselhuhn, die nur einen festen Strophentyp singen, allerdings nicht. Beim Haselhuhn fällt jedoch auf, daß zwischen den einzelnen Strophen verhältnismäßig große Intervalle liegen (BERGMANN et al. 1975). Auch das kann der Gewöhnung entgegenwirken (vgl. HARTSHORNE 1973).

Die Tradierung von Strophentypen in einer Population bringt es mit sich, daß Nachbarn in ihrem Repertoire häufig überlappen. Auch dieses Phänomen dürfte sich auf den Gewöhnungsprozeß auswirken und seine Folgen vermindern. Die Überlappung im Repertoire muß sich nicht auf ganze Strophen beziehen. Bei den amerikanischen Arten Singammer (*Melospiza melodia*) und Indigoammer haben die Individuen jeweils eigene Strophentypen für sich, aber auf der Basis eines in der Population verbreiteten gemeinsamen Elementrepertoires (HARRIS & LEMON 1972, THOMPSON 1970).

An welchen Gesangsmerkmalen die Vögel ein ihnen bekanntes Individuum tatsächlich erkennen, ist nur in wenigen Fällen durch eingehende Tonbandexperimente geprüft worden. Während bei der Weißkehlammer die absolute Tonhöhe der Elemente die für das individuelle Erkennen entscheidende Information trägt (BROOKS & FALLS 1975), dürften bei der Indigoammer Feinheiten der

Elementform wirksam sein (EMLEN 1972). Diese Merkmale variieren jeweils von Individuum zu Individuum, sind aber beim Einzeltier konstant.

3.5 Duettgesänge

Bei vielen Vogelarten tropischer Breiten singen die Partner eines Paares eine gemeinsame Strophe, ein Duett. Dabei sind die Strophenanteile beider Vögel im Motiv und im Zeitverlauf sehr genau miteinander koordiniert. Im allgemeinen beherrscht jeder von ihnen auch die ganze Strophe, die er besonders dann singt, wenn der Partner abwesend ist (vgl. THORPE 1972, v. HELVERSEN & WICKLER 1971). Die Funktion des Duett singens scheint vor allem in der Verständigung der beiden Partner mit rein akustischen Mitteln zu liegen. Die einzige in Mitteleuropa bisher als Duett sänger bekannte Art ist merkwürdigerweise kein Singvogel, sondern der Zwerghaucher (*Podiceps ruficollis*; BANDORF 1968).

Die Exaktheit der Übereinstimmung beim Duett singen bedingt eine genaue individuelle Abstimmung der Gesangsanteile. TODT (1970) fand, daß beim ostafrikanischen Grassänger (*Cisticola hunteri*) jedes Paar seine eigene "individuelle" Strophe singt. Hierzu sind Lernvorgänge im sensorischen wie im motorischen Bereich anzunehmen (vgl. S. 30f.).

3.6 Nicht-territorialer Weibchen- "Gesang"

Von adulten weiblichen Mönchsgrasmücken hörte ich unter bestimmten Bedingungen häufig strophentypisch gegliederte Lautäußerungen, die an das "Weinen" flügger Jungvögel bei Kontaktbedürfnis erinnerten. Offenbar lagen aber solche oder andere soziale Funktionen nicht vor. Die Lautäußerungen hatten folgende Eigenschaften mit Gesang oder "subsong" gemein:

Sie waren aus Elementen verschiedener Form zusammengesetzt.

Sie traten nur zur Fortpflanzungszeit auf.

Sie ließen sich durch eine Geräuschkulisse (laufender Wasserhahn, Motor, Schreibmaschine) leicht auslösen, was sonst für Gesang sehr charakteristisch ist.

Sie traten meist in einem entspannten Feld auf, wenn der Vogel mittags oder gegen Abend zu einer Ruhepause überging und, oft vor dem Einschlafen, aufgeplustert da saß.

Trotz einer gewissen Variabilität ließen sich bestimmte individu-

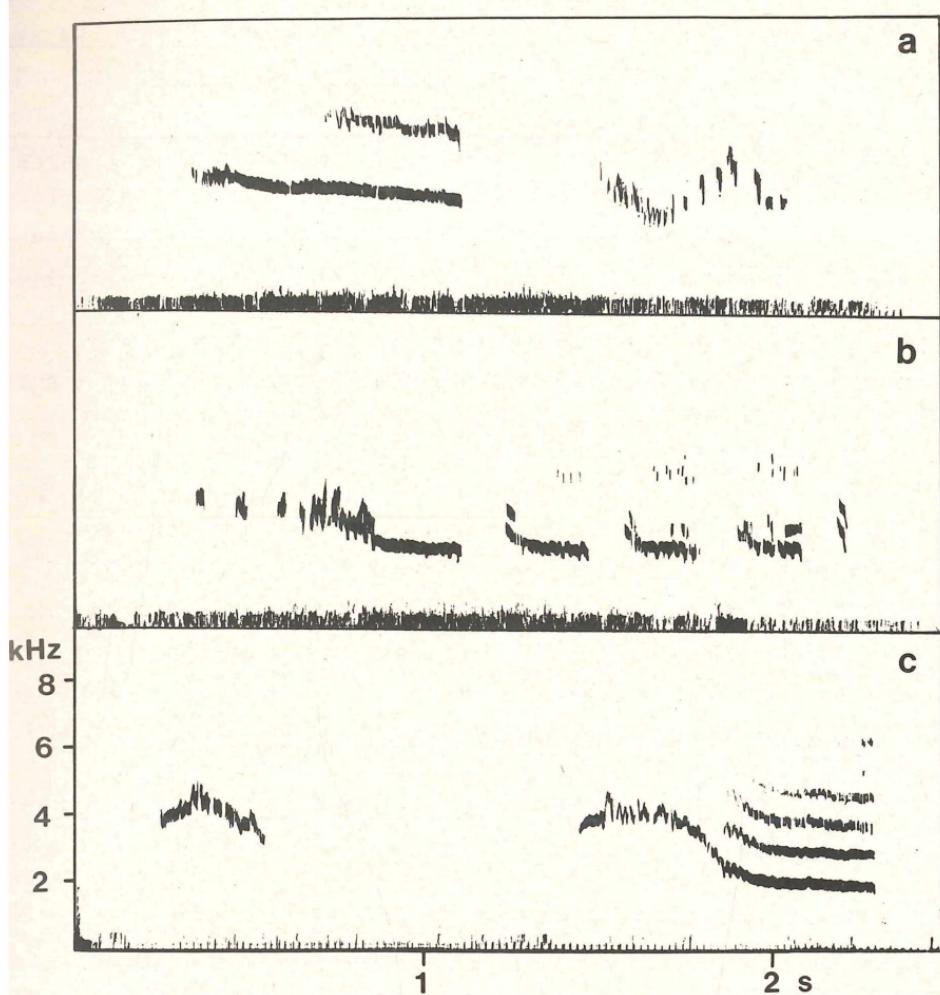


Abb. 8: Subsong dreier weiblicher vorjähriger Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*). Alle sind voneinander verschieden.

duelle Eigenschaften dieses subsongs immer wiedererkennen (Abb. 8). Hier scheinen also Lautäußerungen individuell unterschiedlich zu sein, die möglicherweise gar keine oder nur untergeordnete soziale Funktionen haben, die also mit Sicherheit nicht als Signale unter starkem Selektionsdruck stehen.

4. Diskussion

Individuell unterschiedliche Lautäußerungen bei Vögeln sind vor allem in sozialen Funktionsbereichen wie den Beziehungen zwischen Eltern und Jungen, zwischen den Partnern eines Paares und zwischen den Nachbarn in einem Territorialsystem beschrieben worden. Dabei scheint das Leben in Kolonien oder größeren sozialen Gruppen die Bedeutung individueller Signale besonders zu fördern. Es sind alle Typen von Lautäußerungen betroffen: Rufe, Gesänge, in einem Fall sogar ein nicht-territorialer subsong. Man kann vermuten, daß potentiell alle genügend strukturierten Lautäußerungen ebenso wie andere Verhaltensweisen und auch morphologische Strukturen von Individuum zu Individuum unterschiedlich sind, ohne daß damit schon eine Funktion im biologischen Sinne verbunden ist. Im Gegenteil, es wäre wahrscheinlich für Organismen äußerst aufwendig, die schon von der artspezifischen Signalwirkung her erzwungene Stereotypie soweit zu steigern, daß wir mit unseren Mitteln der Analyse keine individuellen Unterschiede mehr erkennen können.

4.1 Methodische Anforderungen an Untersuchungen über individuelle Signale

Wir können die Individualität von Signalen aus verschiedenem Gesichtswinkel betrachten und untersuchen.

4.1.1 Beschreibende Analyse

Unterschiede zwischen entsprechenden Lautäußerungen verschiedener Individuen müssen quantitativ beschrieben werden und statistisch gesichert sein. Das ist nur möglich, wenn solche Lautäußerungen nicht zu starken momentanen Formänderungen unterliegen, d.h. wenn sie in ihrer Form oder doch in bestimmten Parametern von Schwankungen der Handlungsbereitschaft unabhängig sind (vgl. S. 32). Individuelle Unterschiede lassen sich nur feststellen, wenn sie über einen gewissen Zeitraum hin konstant sind. Die Gesangsstrophen adulter Buchfinken bleiben zeitlebens konstant. Die Standortlauten von Jungvögeln werden nur produziert, solange die Tiere von ihren Eltern abhängig sind. Hier sollten individuelle Unterschiede wenigstens während dieses jugendlichen Entwicklungsstadiums konstant erhalten bleiben. Aber auch diese Forderung müssen wir in manchen

Fällen einschränken. Während der Jugendentwicklung durchlaufen Rufe oftmals altersabhängige Änderungen. Es muß uns also genügen, wenn wenigstens relative individuelle Unterschiede erhalten bleiben. An den Signalempfänger stellt das die Forderung, daß er die Änderungen lernend nachvollziehen muß.

4.1.2 Funktionelle Analyse

Nicht alle beschreibbaren Strukturunterschiede von Lautäußerungen müssen auch funktionell wirksam sein, d.h. von einem Artgenossen individuell beantwortet werden. Für die Kommunikation relevant sind nur die Unterschiede, die auch Signalfunktion haben. Um das zu untersuchen, spielen wir im Wahlexperiment einem Empfänger verschiedene individuelle Ausprägungen einer Lautäußerung vor und prüfen seine Reaktion. Antwortet er auf einen ihm bekannten Ruf anders als auf einen unbekannten, so ist eine individuelle Signalunterscheidung nachgewiesen.

Als nächstes kann untersucht werden, an welchen Parametern der Empfänger das individuelle Signal erkennt. Zu diesem Zweck werden die Parameter einzeln und unabhängig voneinander geändert und die Wirkung am Empfänger geprüft. Schließlich ist es möglich, ein künstliches Modell der Lautäußerung mit Hilfe eines Computers zu synthetisieren und seine Wirksamkeit zu untersuchen.

Wir kennen viele Beispiele von konstanten Strukturunterschieden zwischen Lautäußerungen verschiedener Individuen einer Art. Nur in einer begrenzten Zahl der Fälle sind sie auch als biologisch relevant erwiesen. Noch geringer ist unsere Information über die hierfür verantwortlichen Parameter. Hier liegt ein noch weithin unbeachtetes Forschungsfeld vor uns.

4.2 Informationsquellen für die individuelle Signalausbildung

Als Informationsquellen bezeichnen wir hier die Ursachen für die Entstehung individueller Unterschiede. Diese Ursachen müssen vor allem in der Entwicklung wirken. Sie können von vornherein als genetische Information im Individuum liegen bzw. als Umweltinformation von außen hineingelangen. Dabei müssen wir uns darüber klar sein, daß auch der Informationseinstrom von außen, z.B. bei Lernprozessen, in vieler Hinsicht gene-

tisch kontrolliert wird. Hinzu kommen Zufallsprozesse, die das Gegenteil von Information darstellen.

Die genetische Information legt nicht Merkmale des Phänotyps fest, sondern die Variationsbreite des Merkmals, die Reaktions-norm. Innerhalb dieses möglichen Bereichs wird beim Entwicklungsvorgang unter Mitwirkung innerer und äußerer Faktoren das Merkmal ausgebildet. Das gilt für morphologische ebenso wie für ethologische Merkmale. Je nach der Breite der Reaktions-norm läßt jeder genetisch repräsentierte Merkmalsbereich in seiner Entwicklung durch Einwirken verschiedener Faktoren (darunter auch des "Zufalls") Raum für individuelle Differenzierung des Merkmals.

Oft ergibt sich für den menschlichen Beobachter der Eindruck, daß die Merkmale zufällig variieren. Das läßt sich an einem paarig angelegten Merkmal, wie es bei bilateralsymmetrischen Organismen auftritt, deutlich machen. Junge Haselhuhnkücken haben, von der Seite gesehen, eine individuell unterschiedliche dunkle Kopfzeichnung (Abb. 9). Diese bleibt eine Zeitlang konstant und verschwindet im Alter von einigen Wochen. Auch die Länge des unpaaren dunklen Aalstriches auf dem Kopf variiert von Individuum zu Individuum (Abb. 9 Mitte). Vergleichen wir die Kopfseitenzeichnung der rechten und linken Seite jedes Kückens, so sehen wir, daß die Unterschiede zwischen rechts und links genauso groß sind wie die zwischen den Individuen. Trotz gleicher Umwelt und Innenbedingungen kommen zwei gleichartige Entwicklungsprozesse zu Resultaten, die sich in Feinheiten unterscheiden. Will man die Kücken nach der Kopfzeichnung individuell unterscheiden, so muß man für jedes Individuum zwei Muster kennenlernen. Es gibt hier keine für das ganze Individuum gültige Konstanz des Merkmals.

Von den bisher beschriebenen Formen genetisch bedingter Variabilität ist Polymorphismus zu unterscheiden. Dieser Begriff bezeichnet die Erscheinung, daß in einer Population unter genetischer Kontrolle und dauerhaft balanziert eine begrenzte Zahl deutlich voneinander verschiedener Phänotypen (Morphen) besteht (s. MAYR 1963, CURIO 1965, vgl. v.BROCKHUSEN 1977). Polymorphismus scheint in dieser Form nicht geeignet, die Vielzahl der Variationen zu begründen, die die unterschiedlichen individuellen Merkmale ausmachen. Trotzdem sollte untersucht

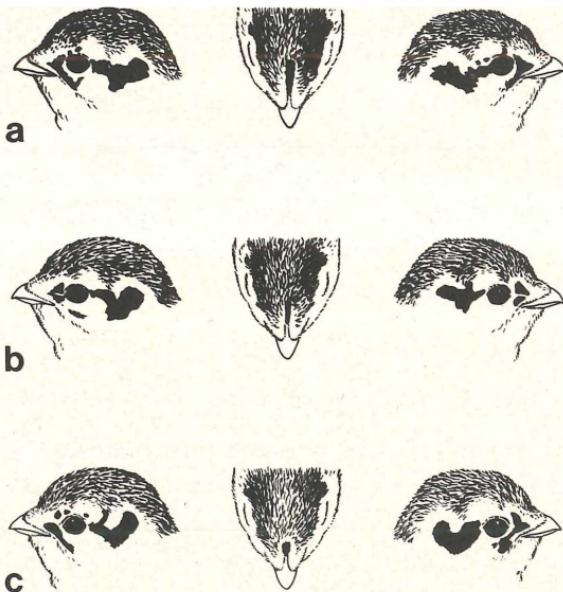


Abb. 9: Rechte und linke Seitenansicht sowie Kopfaufsicht von drei eben geschlüpften Haselhuhnküken (*Bonasa bona-sia*) aus dem gleichen Gelege. Die Fleckenzeichnung der rechten und linken Kopfseite ist jeweils verschieden. Zeichnung Dr. F. MÜLLER, aus BERGMANN et al. 1978.

werden, ob diese Merkmale in der Population ein- oder mehrgipflig verteilt sind.

Bisher haben wir nur die genetische Information und die Vorgänge ihrer ontogenetischen Realisierung für die Ausprägung individueller Merkmale bei den Lautäußerungen der Vögel verantwortlich gemacht. Wir kennen Vogelgruppen, die mit dieser Informationsquelle auskommen müssen. Wir wissen, daß Hühnervögel (Beispiel Haushuhn, KONISHI 1963) und Tauben (LADE & THORPE 1964) nicht in der Lage sind, Lautäußerungen nachahmend zu lernen. Bei den Singvögeln sind die Rufe zum großen Teil angeboren. Es ist zu vermuten, daß die für die individuelle Differenzierung der Lautäußerungen entscheidenden Entwicklungsprozesse im Zentralnervensystem vor sich gehen.

Anders ist es mit den Gesängen der Singvögel. Angeboren ist bei ihnen ein unspezifisches Grundmuster. Die Feinmerkmale

müssen sie nachahmend lernen. Beim Buchfinken resultiert aus diesem Informationssystem eine begrenzte Zahl von Strophentypen in einer Population. Da in einer solchen territorial fixierten Population jeweils nur wenige Individuen benachbart sind, genügt ein kleines Strophenrepertoire zur individuellen Kennzeichnung jedes Nachbarn. Die Tradierung der Strophentypen setzt Lernvermögen voraus, das als Lerndisposition einer Reaktionsnorm vergleichbar im Genom verankert ist.

4.3 Lernprozesse

4.3.1 Senderseitiges Lernen (motorisch)

Dort, wo Lautäußerungen durch Lernen, d.h. durch Verarbeiten spezifischer Außenreize geformt werden, kann man mit einem verhältnismäßig leicht zu klassifizierenden Lernprozeß rechnen. Diesen nennen wir Imitation (Nachahmungslernen). Der Vogel übernimmt die Form der Lautäußerung von einem Vorbild, meist einem Artgenossen, in sein eigenes Repertoire.

Direkte Imitation ist wenigstens für den Gesang der Singvögel im allgemeinen nicht möglich (TRETZEL 1965). Die Übernahme geschieht in zwei aufeinander folgenden Schritten:

Im ersten Schritt wird die vom Vorbild kommende Information aufgenommen und gespeichert. Möglicherweise kann diese Information gleichzeitig für das Wiedererkennen der entsprechenden Lautäußerung verwendet werden (vgl. BERGMANN 1973). Darauf folgt als zweiter Schritt die Umschreibung in einen motorischen Speicher durch einen erneuten Lernprozeß (Übung?).

Der Buchfink ist für Gesangsvorbilder im Herbst seines ersten Lebensjahres und im darauffolgenden Frühjahr aufnahmefähig (THORPE 1954, 1958). Die lernende Veränderung von Flugrufen nach dem Vorbild eines Partners bei Carduelis-Arten kann zeitlebens erfolgen (MUNDINGER 1970).

4.3.2 Empfängerseitiges Lernen (sensorisch)

Während die Individualisierung von Signalen auf der motorischen Seite durch genetisch begrenzte Lernprozesse oder allein aufgrund genetischer Information und der zugehörigen Entwicklung möglich ist, setzt das spezifische Erkennen solcher Signale beim Empfänger immer einen vorherigen Lernprozeß voraus. Dafür werden unterschiedliche sensorische Lernformen diskutiert.

tiert. Wenn junge Alken schon im Ei die Rufe ihrer Eltern kennenlernen, so kann man dies mit Prägung vergleichen (vgl. TSCHANZ 1968). Für die unterschiedliche Reaktion eines Revierinhabers auf Gesänge von Nachbarn gegenüber solchen fremder Artgenossen macht man allgemein den Lernprozeß der Gewöhnung verantwortlich (s.o.). Das agonistische Verhalten des Empfängers wird durch die oft wiederholten Gesänge des Nachbarn schließlich nicht mehr ausgelöst. Wenn Lautäußerungen allerdings der Bindung von Partnern aneinander dienen wie beim Duettgesang, bei Flugrufen oder bei Eltern- und Jungenrufen, so können wir hier die Gewöhnung nicht in Anspruch nehmen. Die sozialen Reaktionen auf den oft gehörten Partnerruf müssen sich verstärken und nicht abschwächen. Wir haben keine Vorstellung darüber, ob solches positives Signallernen unter der Einwirkung verstärkender Erfahrungen nach dem Prinzip des Lernens am Erfolg (operante Konditionierung, vgl. BUCHHOLTZ 1973) oder ohne solche Erfahrung vor sich geht.

4.4 Betrachtungen zur Konkurrenz der Nachrichten

Lautäußerungen der Vögel sind bestimmt, verschiedene Nachrichten an Artgenossen zu übermitteln, u.a. die Artzugehörigkeit, die Individualität und den inneren Zustand des Senders (s.S. 10). In welcher Weise lassen sich diese verschiedenen Nachrichten in einem Signal miteinander vereinen? Die Artspezifität setzt in den allermeisten Fällen einen äußeren Rahmen, der unüberschreitbar ist und in dem sich die übrigen Nachrichten zu bewegen haben. Er wird u.a. dadurch begrenzt, daß außerhalb liegende Bereiche von anderen Arten in Anspruch genommen werden. Innerhalb des Rahmens ist Variation möglich. Die Bandbreite der Merkmalsvariation kann auf verschiedene Individuen aufgeteilt werden. Jedes davon muß sich mit seinen individuellen Merkmalen konstant "einnischen", um unverwechselbar zu sein. Das Signal als solches übermittelt auch eine Nachricht über die Art des inneren Zustands (Handlungsbereitschaft). Soll auch der Grad der Erregung mitgeteilt werden, so bedarf dies ebenfalls einer Variationsbreite von Merkmalen. Dabei muß im allgemeinen die individuelle Kennung erhalten bleiben. Beide Nachrichten treten also in Konkurrenz. Das kann zur Folge haben, daß entweder nur eine Nachricht gleichzeitig möglich ist,

oder sich beide Nachrichten unterschiedlicher Parameter bedienen. Eine Aufteilung verschiedener Parameter auf die Mitteilungssysteme kann man sich z.B. folgendermaßen leicht vorstellen: Das Einzelsignal trägt die individuellen Kennzeichen; die Wiederholfrequenz der Signale codiert den Erregungsgrad. Für die Existenz solcher Lösungsmöglichkeiten haben wir Hinweise. Systematische Untersuchungen hierzu an Lautäußerungen der Vögel liegen uns nicht vor.

4.5 Nicht-individuelle Signale

Daß es Lautäußerungen ohne individuelle Differenzierung gibt, ist schwer nachzuweisen. Vögel verfügen über ein besseres zeitliches Auflösungsvermögen und vielleicht auch sonst über bessere Hörleistungen als wir. Daher können wir nicht wissen, ob sie in der Lage sind, dort noch individuelle Merkmale wahrzunehmen, wo wir sie weder hören noch mit unseren Methoden darstellen können. Am wenigsten werden wir individuelle Unterschiede, die biologisch relevant sind, bei jenen Signalen erwarten, die sehr merkmalsarm sind, z.B. bei vielen Alarmrufen.

Individualisierung ist primär als genetisches Zufallsergebnis zu betrachten, als simple Folge der polygenen Verankerung komplizierter Merkmale, wie akustische Verhaltensweisen sie darstellen. Erst ein Empfänger kann ein biologisch bedeutsames Ereignis daraus machen.

4.6 "Unbenannte Namen"

HEDIGER (1976) verwendet für jedes individuelle Merkmal, das von einem Artgenossen erkannt und im Verhalten entsprechend beantwortet wird, die Bezeichnung eines "unbenannten Namens", die Reaktion des Artgenossen entspricht dann einem "unbenannten Benennen". Diese Verwendung der Begriffe ist ungewöhnlich. Um etwas benennen zu können, muß man sich einer Sprache bedienen, eines Zeichenvorrates, mit dessen Hilfe nach bestimmten Regeln stellvertretende Bezeichnungen für Objekte oder Zusammenhänge gebildet werden. Für solche Leistungen kennen wir bei Vögeln nur wenige und sehr schlichte Beispiele. Kolkkrabben und Schamadrosseln verwenden individualtypische Rufe ihrer Partner, wenn diese abwesend sind (GWINNER & KNEUTGEN 1962). Ein Rotkehlchen kann den Gesang eines Reviereindringlings

imitieren und auf diese Weise zu ihm "sprechen" (BREMOND 1963). Beim Duettgesang kann jeder Partner auch den Part des anderen singen.

Ein individuelles Signal wird erst dann zum Namen, wenn es von einem anderen Individuum zur Benennung verwendet wird. Daher sollte man nicht jedes individuelle Signal zum "Namen" machen und nicht jedes individuelle Reagieren zur "Benennung".

Zusammenfassung

Die vorliegende Darstellung versucht, eine Übersicht über unseren Kenntnisstand von individuell differenzierten Signalen und individuellem Erkennen bei der akustischen Verständigung von Vögeln zu geben.

Individuell unterschiedliche Lautsignale sind weit verbreitet. Wir kennen Beispiele von Elternrufen, Jungenrufen, anderen Rufen adulter Vögel, von territorialen Gesängen bei Singvögeln und Nicht-Singvögeln, von Duettgesängen und subsong-artigen Lautäußerungen ohne Gesangsfunktion.

Individuelle Merkmale können aufgrund angeborener Information und der zugehörigen Entwicklung zustandekommen, können aber auch - aufgrund angeborener Lerndisposition - lernend erworben werden.

Individuelles Erkennen ist bisher nur in verhältnismäßig wenigen Fällen experimentell nachgewiesen. Es muß immer gelernt werden. Über die hierfür tatsächlich entscheidenden Merkmale haben wir wenig Aufschluß. Im Territorialsystem spielt beim Erkennen von Gesängen der Lernprozeß der Gewöhnung eine Rolle.

Individualität von Signalen konkurriert mit anderen Signalfunktionen innerhalb des artspezifischen Rahmens. Es ist nicht bekannt, ob es bei Vögeln Lautäußerungen gibt, die mit Sicherheit keine individuellen Merkmale tragen.

Schrifttum

- Bandorf, H. (1968): Beiträge zum Verhalten des Zwergtäuchers (*Podiceps ruficollis*). *Vogelwelt*, Beiheft 1, 7-61
- Beer, C.G. (1969): Laughing gull chicks: recognition of parents' voices. *Science* 166, 1030-1032
- Beer, C.G. (1970): Individual recognition of voice in the social behavior of birds. In: *Advances in the Study of Behavior* 3, 27-74. New York and London
- Bergmann, H.-H. (1973): Die Imitationsleistung einer Mischsänger-Dorngrasmücke (*Sylvia communis*). *J.Orn.* 114, 317-338
- Bergmann, H.-H. u. G. Bergmann (1976): Individuelle und inselgeographische Variation von Alarmrufen der Sardengrasmücke *Sylvia sarda*. *Verh.orn.Ges.Bayern* 22, 439-449
- Bergmann, H.-H., S. Klaus, F. Müller u. J. Wiesner (1975): Individualität und Artspezifität in den Gesangsstrophnen einer Population des Haselhuhns (*Bonasa bonasia bonasia* L., *Tetraoninae*, *Phasianidae*). *Behaviour* 55, 94-114
- Bergmann, H.-H., S. Klaus, F. Müller u. J. Wiesner (1978): Das Haselhuhn. Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt.
- Brémond, J.-C. (1963): Acoustic behaviour of birds. In: *Acoustic Behaviour of Animals*. Ed. R.-G. Busnel, 709-750. Amsterdam
- Brockhusen, F.v. (1977): Untersuchungen zur individuellen Variabilität der Beuteannahme von *Anolis lineatopus* (Rept., Iguanidae). *Z.Tierpsychol.* 44, 13-24
- Brooks, R.J. u. J.B. Falls (1975): Individual recognition by song in white-throated sparrows. I. Discrimination of songs of neighbors and strangers. *Can.J.Zool.* 53, 879-888
- Buchholtz, C. (1973): Das Lernen bei Tieren. Stuttgart
- Cowan, P.J. (1974): Synthetic parental calls, auditory discrimination learning and individual recognition by young precocial birds: frequency, intensity and duration. *J.Zool.(Lond.)* 172, 317-330
- Cullen, J.M. (1972): Some Principles of Animal Communication. In: *Non-verbal Communication*, Ed. R.A. Hinde. Cambridge
- Curio, E. (1965): Die Schutzanpassungen dreier Raupen eines Schwärmers (Lepidopt., Sphingidae) auf Galapagos. *Zool. Jb.Syst.* 92, 487-522
- Emlen, S.T. (1971): The role of song in individual recognition in the Indigo Bunting. *Z.Tierpsychol.* 28, 241-246
- Emlen, S.T. (1972): An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. *Behaviour* 41, 130-171
- Espmark, Y. (1971): Individual recognition by voice in reindeer mother-young relationship. *Behaviour* 40, 295-301
- Evans, R.M. u. M.E. Mattson (1972): Development of selective responses to individual maternal vocalizations in young *Gallus gallus*. *Can.J.Zool.* 50, 777-780

- Gwinner, E. u. J. Kneutgen (1962): Über die biologische Bedeutung der "zweckdienlichen" Anwendung erlernter Laute bei Vögeln. *Z.Tierpsychol.* 19, 692-696
- Harris, M.A. u. R.E. Lemon (1972): Songs of song sparrows (*Melospiza melodia*): individual variation and dialects. *Can.J.Zool.* 50, 301-309
- Hartshorne, C. (1973): Born to sing. Bloomington u. London
- Hediger, H. (1976): Proper Names in the Animal Kingdom. *Experientia* 32, 1357-1364
- Helversen, D.v. u. W. Wickler (1971): Über den Duettgesang des afrikanischen Drongo *Dicrurus adsimilis* Bechstein. *Z.Tierpsychol.* 29, 301-321
- Hinde, R.A. (1958): Alternative motor patterns in chaffinch song. *Anim.Behav.* 6, 211-218
- Hold, B. u. M. Schleidt (1977): The Importance of Human Odour in Non-verbal Communication. *Z.Tierpsychol.* 43, 225-238
- Hutchison, R.E., J.G. Stevenson u. W.H. Thorpe (1968): The basis for individual recognition by voice in the Sandwich Tern (*Sterna sandvicensis*). *Behaviour* 32, 150-157
- Ingold, P. (1973): Zur lautlichen Beziehung des Elters zu seinem Küken bei Tordalken (*Alca torda*). *Behaviour* 45, 154-190
- Jouventin, P. (1972): Un nouveau système de reconnaissance acoustique chez les oiseaux. *Behaviour* 43, 176-185
- Konishi, M. (1963): The role of auditory feedback in the vocal behaviour of the domestic fowl. *Z.Tierpsychol.* 20, 349-367
- Krebs, J.R. (1976): Habituation and song repertoires in the Great Tit. *Behav.Ecol.Sociobiol.* 1, 215-227
- Lade, B.I. u. W.H. Thorpe (1964): Dove songs as innately coded patterns of specific behaviour. *Nature* 202, 366-368
- Lamprecht, J. (1973): Mechanismen des Paarzusammenhalts beim Cichliden *Tilapia mariae* Boulenger. *Z. Tierpsychol.* 32, 10-61
- Marler, P. u. P.C. Mundinger (1975): Vocalizations, social organization and breeding biology of the Twite *Acanthus flavirostris*. *Ibis* 117, 1-17
- Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. Cambridge Mass.
- Mundinger, P.C. (1970): Vocal imitation and individual recognition in finch calls. *Science* 168, 480-482
- Newton, I. (1972): Finches. London
- Petrinovich, L. u. H.V.S. Peeke (1973): Habituation to territorial song in the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys*). *Behav.Biol.* 8, 743-748
- Schommer, M. u. B. Tschanz (1975): Lautäußerungen junger Trottellummen (*Uria a. aalge*) als individuelle Merkmale. *Vogelwarte* 28, 17-44
- Stevenson, J.G., R.E. Hutchison, J.B. Hutchison, B.C.R. Bertram u. W.H. Thorpe (1970): Individual recognition by auditory cues in the Common Tern. *Nature (Lond.)* 226, 562-563

- Sullivan, G.A. (1976): Song of the finch *Lagonosticta senegala*: interspecific mimicry by its brood-parasite *Vidua chalybeata* and the role of song in the host's social context. *Anim. Behav.* 24, 880-888
- Thielcke, G. (1970 a): *Vogelstimmen*. Berlin, Heidelberg, New York
- Thielcke, G. (1970 b): Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen. *Vogelwarte* 25, 204-229
- Thompson, W.L. (1970): Song variation in a population of Indigo Buntings. *Auk* 87, 58-71
- Thorpe, W.H. (1954): The process of song-learning in the chaffinch as studied by means of the sound spectrograph. *Nature* (Lond.) 173, 465-469
- Thorpe, W.H. (1958): Further studies on the process of song learning in the chaffinch (*Fringilla coelebs gengleri*). *Nature* (Lond.) 182, 554-557
- Thorpe, W.H. (1972): Duetting and antiphonal song in birds, its extent and significance. *Behaviour Suppl.* 18, 1-197
- Todt, D. (1970): Die antiphonen Paargesänge des ostafrikanischen Grassängers *Cisticola hunteri*. *J.Orn.* 111, 332-356
- Tretzel, E. (1965): Über das Spotten der Singvögel, insbesondere ihre Fähigkeit zu spontaner Nachahmung. *Zool.Anz.Suppl.* 28, 556-565
- Tschanz, B. (1968): Trottellummen. *Z.Tierpsychol.* Beih. 4
- Weeden, J.S. u. J.B. Falls (1959): Differential responses of male ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distal individuals. *Auk*. 76, 343-351
- White, S.J. u. R.E. White (1970): Individual voice production in Gannets. *Behaviour* 37, 40-54
- White, S.J., R.E.C. White u. W.H. Thorpe (1970): Acoustic basis for individual recognition by voice in the Gannet. *Nature* (Lond.) 225, 1156-1158
- Wickler, W. (1976): The Ethological Analysis of Attachment. *Z.Tierpsychol.* 42, 12-28
- Wilkinson, R. u. P.E. Howse (1975): Variation in the temporal characteristics of the vocalizations of Bullfinches, *Pyrrhula pyrrhula*. *Z.Tierpsychol.* 38, 200-211
- Würdinger, I. (1970): Erzeugung, Ontogenie und Funktion der Lautäußerungen bei vier Gänsearten. *Z. Tierpsychol.* 27, 257-302
- Zucchi, H. u. H.-H. Bergmann (1975): Long-term habituation to species-specific alarm calls in a songbird (*Fringilla coelebs* L.). *Experientia* 31, 817-818

Anschrift des Verfassers:

Doz. Dr. Hans-Heiner Bergmann, Fachbereich Biologie, Postfach 1929, 355 Marburg/L.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Vogelkundliche Hefte Edertal](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [4](#)

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

Artikel/Article: [Individuelle Merkmale von Lautäußerungen der Vögel
9-36](#)