Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,
Vogelwarte Radolfzell

Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen

Von Gerhard Thielcke

Inhalt:

I. Einleitung	204
II. Gesang	205
a) Revierverteidigung	205
b) ♀♀-Anlocken	206
c) Zusammenhalt des Paares	207
d) Stimulation	208
e) Synchronisation	208
f) Verschiedene Gesangsformen für verschiedene Funktionen	208
III. Laute oder Rufe	209
a) Stimmföhlung	209
1. Synchronisation der Küken in den Eiern	209
2. Küken im Ei beeinflußt brütenden Elter	209
3. Küken lernen ihre Eltern persönlich kennen	210
4. Kükenrufe als Erkennungsmerkmal	211
5. Zusammenhalt der Familie bei Nestflüchern	211
6. Zusammenhalt der Familie bei Platz- und Nesthockern	212
7. Paar- und Schwarmzusammenhalt	212
8. Laute zum Rasten, Schlafen und Hudern	213
9. Laute, die eine Nahrungsquelle anzeigen	214
b) Aggressives Verhalten gegenüber Artgenossen	214
c) Paarinterne Laute	215
d) Füttern der Jungen	215
1. Auslösen der Annahmefähigkeit	215
2. Auslösen des Fütterns	216
e) Bedrohung durch Feinde	216
1. Gefahr für die Nachkommenschaft	216
2. Gefahr für die Altvögel	219
3. Artgenosse in Gewalt des Räubers	220
4. Interspezifische Reaktion auf Alarmrufe	220
5. Entwarnung	220
IV. Schwierigkeiten der Funktionsanalyse	220
V. Definition von Gesang und Laut (= Ruf)	221
VI. Vorschläge zu einer Bestandsaufnahme der Stimmen	221
VII. Literatur	222
VIII. Verzeichnis der Vogelnamen	226
IX. Zusammenfassung	227
X. Summary	228

I. Einleitung

Keine Tiergruppe kann mit (intra- und interspezifisch) so vielfältigen Lautäußerungen aufwarten wie die Vögel. Eine große Zahl von Beobachtern hat sich bemüht, die Signalwirkung von Vogelstimmen zu entschlüsseln. Ihre Frage lautete: Welche Informationen entnehmen Artgenossen (und mitunter Artfremde) den Lautäußerungen? Dazu wurde das Verhalten der Signalempfänger untersucht und gedeutet. COLLIAS (1960), THORPE (1961), ARMSTRONG (1963), BREMOND (1963) u. a. haben darüber zusammenfassend berichtet. Inzwischen sind viele neue Befunde veröffentlicht worden. Mir schien es aber angebracht, diese Übersicht nicht nur auf den

neuesten Stand zu bringen, sondern auch scheinbar geklärte Fragen erneut zur Diskussion zu stellen. So gilt zum Beispiel seit langem als gut bekannt, welche Funktionen der Gesang hat. Den Anforderungen, die wir heute an wissenschaftliche Aussagen ganz allgemein stellen, entsprechen diese Angaben jedoch vielfach nicht.

II. Gesang

Obwohl schon sehr viel über die sozialen Funktionen des Gesanges geschrieben wurde, sind unsere Kenntnisse darüber gering. Häufig führen die Autoren Vermutungen anderer als Belege an. Die hier für eine bestimmte Funktion genannten Argumente müssen nicht immer ausdrücklich von allen zitierten Autoren zur Begründung erwähnt worden sein, z. B. haben nicht alle Beobachter Gesangsduelle als Nachweis für Revierverteidigung angesehen. Die biologische Bezeichnung Gesang kann nicht auf die Singvögel oder auf diejenigen Lautäußerungen beschränkt werden, die „schön“ klingen (Definition S. 221).

a) Revierverteidigung

Als erster scheint OLINA (1622) Revier und Gesang miteinander in Zusammenhang gebracht zu haben (ARMSTRONG 1963). ALTUM (1868) schrieb bereits von einer Doppelfunktion des Gesanges (Revierverteidigung und ♀♀-Anlocken). Als Indizien für akustische Reviermarkierung wurden angeführt: Revierbesetzung (-verteidigung) und Gesangsentwicklung laufen parallel, sowohl im Frühjahr wie im Herbst. Dazu erwähnt ARMSTRONG (1963) zwölf Arten mit Herbstrevieren und Herbstgesang. Häufig finden Gesangsduelle zwischen Reviernachbarn statt (Schneeammer: TINBERGEN 1939, Dorngrasmücke: SAUER 1954). Dafür werden oft die Reviergrenzen aufgesucht: (Zaunkönig: ARMSTRONG 1955, Kleiber: LÖHRL 1958). Je größer die Dichte einer Art ist, um so mehr singen die ♂♂ (PODARNEVA & DAVIDOVA 1967). Besonders eifrige Sänger haben die größten Reviere (Zaunkönig: KLUIJVER u. a. 1940). Männliche Eindringlinge sind still und heimlich. Sie meiden die Stelle, wo der Eigentümer singt (ARMSTRONG 1963), und ducken sich, wenn sie arteigenen Gesang hören (Schneeammer: TINBERGEN 1939). Ein Rotkehlchen-♂ floh, wahrscheinlich ohne den Revierbesitzer gesehen zu haben, nach kurzem Gesangsduell (LACK 1939). Das gleiche berichtet ARMSTRONG (1955) von einem Zaunkönig. Im Gegensatz zu der offensichtlich schlechten Ausgangssituation des Eindringlings steht die hohe Angriffsbereitschaft des Eigentümers. Ein Revierinhaber greift ein singendes ♂ stärker an als alle anderen ♂♂ (Schneeammer: TINBERGEN 1939). Die Strophen des unsichtbaren Nachbarn lösen Drohverhalten aus, als ob er ganz in der Nähe wäre (Grashüpferammerfink: SMITH 1959). Gesang, außerhalb des Reviers abgespielt, führt zu einem Gesangsduell (POULSEN 1958), innerhalb des Reviers zu einer Annäherung (NIETHAMMER 1955) mit aggressivem Verhalten und ausnahmsweise sogar zu einem Angriff auf den Lautsprecher (eigene Beobachtung) oder auf das eigene ♀ als Ersatzobjekt (Schwarzkehlammerfink: HECKENLIVELY 1967, eigene Beobachtung am Waldbaumläufer). Nach einem „Tonbandangriff“ rufen und singen die gereizten ♂♂ mehr als vor dem Versuch. Vom Menschen in ein Nachbarrevier vertriebene Wasseramseln fliegen sofort hoch in die Luft und dann in ihren Bachabschnitt zurück, wenn sie in dem fremden Revier ein ♂ singen hören, auch ohne es zu sehen (BERTHOLD mündlich).

Die hier angeführten Beobachtungen sind m. E. kein Nachweis für eine Revierverteidigungs-Funktion des Gesanges. Vieles spricht zweifellos dafür, aber viele Deutungen beruhen auf Gelegenheitsbeobachtungen, die man auch anders erklären könnte. Beweiskräftig scheint mir nur die Vertreibung des Eindringlings allein mit dem Gesang des Revierinhabers zu sein, aber dazu sind mir nur je eine Mitteilung von drei Arten bekannt geworden. Bisher scheint niemand reviersuchende, revier-

verletzende oder gar revierbesitzende ♂♂ mit Tonbandgesang vertrieben oder ein unbesetztes Revier erfolgreich verteidigt zu haben. Ein gewichtiger Hinweis ist die Fähigkeit, harmlose (weil revierbesitzende) Nachbarn von anderen gefährlichen (weil reviersuchenden) ♂♂ zu unterscheiden. Jedenfalls läßt sich das aus der stärkeren Reaktion auf entsprechenden Tonbandgesang schließen (Ofenvogel: WEEDEN & FALLS 1959, Weißkehlammerfink: BROOKS in FALLS 1969). Mehr Gesang nach dem Vorspiel spricht ebenfalls für dessen revierverteidigende Funktion. — Ein direkter experimenteller Nachweis wäre jedoch erwünscht.

Das Fehlen dieser Bedeutung ist oft leichter wahrscheinlich zu machen, etwa wenn die ♂♂ im Schwarm singen (Gimpel: NICOLAI 1956, Kernbeißer: MOUNTFORT 1957, Rosenbrustkernbeißer: IVOR 1944, viele Prachtfinken: KUNKEL 1959, HALL 1962, IMMELMANN 1962) und damit andere ♂♂ nicht abschrecken (KUNKEL 1959), ja sogar anziehen und stimulieren (MORRIS 1954, MOYNIHAN & HALL 1954, IMMELMANN 1968). Ganz klar ist die Sachlage natürlich bei solchen Arten, die keine Reviere haben und deren Gesang nur über wenige Meter hörbar ist (Schwalbenstare: IMMELMANN 1966).

b) ♀♀ - Anlocken

Für diese Funktion lassen sich folgende Argumente anführen: ♀♀ würden ♂♂ ohne deren Gesang nicht finden (ALTUM 1868). Unverheiratete ♂♂ singen mehr als verpaarte (Rotkehlchen: LACK 1939, Schneeammer: TINBERGEN 1939, Goldammer: DIESSELHORST 1950, Rötelammer: DAVIS 1958, Aberts-Rötelammer: MARSHALL 1960, obwohl die beiden letzten Arten normalerweise erst nach der Paarbildung mit Singen beginnen, Feldsperling: BERCK 1961, Ganges-Brillenvogel: KUNKEL 1962, Dorngrasmücke: DIESSELHORST 1968 b). NICE (1945) stellte bei unverheirateten ♂♂ der Singammer 180 bis 200 Strophen pro Stunde (Extremwerte 59 bis 310), bei verheirateten 30 bis 50 (höchstens 160) fest. VON HAARTMAN (1956) zählte bei unverpaarten finnischen Trauerschnäppern etwa 3600 Strophen pro Tag, bei verpaarten weniger als 1000. Nach CURIO (1959) singen Berliner Trauerschnäpper während der Brutzeit halb so viele Strophen wie vor der Paarbildung. Der Weißkehlammerfink singt dagegen vor und nach der Paarbildung gleichviel (BROOKS in FALLS 1969). Die ♂♂ vieler Arten hören schlagartig zu singen auf, wenn sich ein ♀ einstellt (Graureiher: VERWEY 1930, Goldammer: DIESSELHORST 1950, Trauerschnäpper: CURIO 1959, Neuntöter: BLASE 1960, Rötelammern: MARSHALL 1960, Dorngrasmücke: DIESSELHORST 1968 b). Sie beginnen wieder mit Singen, wenn das ♀ verschwindet (Rotkehlchen: LACK 1939, Goldammer: DIESSELHORST 1950, Buntspecht: BLUME & JUNG 1958, Rötelammer: DAVIS 1958; MONTAGU 1802 nach ARMSTRONG 1963, Dorngrasmücke: DIESSELHORST 1968 b). Das gilt auch für Arten, die normalerweise erst nach der Paarbildung mit Singen beginnen (Kleiber: LÖHRL 1958, Rötelammern: MARSHALL 1960) oder so gut wie überhaupt nicht in dieser Weise singen (in diesem Fall trommeln), wie der Grünspecht (LÖHRL nach BLUME & JUNG 1958).

Neben diesen Indizien wurde in einigen Fällen die anlockende Wirkung des Gesanges direkt beobachtet. So kamen ohne ♂♂ gehaltene Truthennen auf das Kollern des Hahnes von weit her (HEINROTH 1910). Ein Buchfinken-♀ in Fortpflanzungsstimmung tendiert in der Voliere in die Richtung, aus der arteigener Tonbandgesang ertönt (MARLER 1956 a). Ein ♂-suchendes Trauerschnäpper-♀, das einem höhlenzeigenden ♂ nicht folgte, flog „gerichtet zum nächsten weiter, ohne ihn sehen zu können“ (CURIO 1959). Entsprechend verhalten sich ♀♀ des Halsbandschnäppers (LÖHRL mündlich).

Ob diese wenigen Hinweise ausreichen, von einer „Fülle von Beobachtungen und Experimenten“ zu sprechen (IMMELMANN 1965), die die anlockende Wirkung des Gesanges bestätigen, sei dahingestellt. Soweit ich weiß, hat nur MARLER (1956 a) dazu Versuche gemacht, die bisher nicht im einzelnen veröffentlicht wurden.

Das Fehlen der anlockenden Funktion des Gesanges ist da leicht nachzuweisen, wo alle Individuen von früher Jugend an im Schwarm leben, wie z. B. Schwalbenstare (IMMELMANN 1966).

Trifft die ♀♀-anlockende Wirkung des Gesanges für viele Arten zu, so müssen wir ihm die Funktion der Paarzusammenführung zuschreiben. Paarbildend wird er vor allem bei Arten sein, deren ♂♂ zuerst die Brutgebiete besetzen. Arten, die das schon vor Sangesbeginn tun, dient der Gesang bei Verlust des ♀ zur schnellen Zusammenführung der Geschlechter. Schönbürzel reagieren auf einen Neuling mit einer bestimmten Zeremonie, in deren Verlauf ♂♂ singen und ♀♀ nicht singen. Sonst verhalten sich die Geschlechter gleich. Singen beide oder singen beide nicht, gibt es eine wilde Hetzjagd. Steht ein Paar einem Neuling gegenüber, greift der geschlechts-gleiche den Neuling an (KUNKEL 1959).

c) Zusammenhalt des Paares

Die ♂♂ vieler Arten singen in Gegenwart ihres ♀ weniger als bei seiner Abwesenheit (S. 206). Daraus erklären sich offenbar Gesangsmaxima während des Brütens (Trauerschnäpper: CURIO 1959, Feldlerche: DELIUS 1963). Manche Prachtfinken sind unter bestimmten Bedingungen sogar gehemmt, in Anwesenheit eines Artfremden zu singen (HARRISON 1962). Selbst in der Freiheit hörte IMMELMANN (1968) sieben Prachtfinken-Arten nicht singen, wenn Artgenossen in der Nähe waren. Die ♂♂ mancher Arten ziehen sich zum Singen mehrmals am Tage zurück (NICOLAI 1962, IMMELMANN 1968). Schon kurzfristige Abwesenheit (Schneeammer: TINBERGEN 1939, Buntspecht: BLUME & JUNG 1958, Gartenrotschwanz: DIESELHORST 1968 a) oder Verlust des ♀ (S. 206) führt zu mehr Gesang. Die Hemmung zu singen in Anwesenheit des ♀ kann natürlich nur zusammen mit dem starken Anstieg bei seiner Abwesenheit als Indiz für eine paarbindende Funktion des Gesanges angesehen werden.

Bei Schwalbenstaren scheint die Hauptfunktion des Gesanges der Gruppenzusammenhalt zu sein. Der Gesang zieht hier offenbar sowohl ♂♂ wie ♀♀ an. Das gilt auch für das Singen mit Zuhörern bei einigen asiatischen und australischen Prachtfinken (MOYNIHAN und HALL 1954, MORRIS 1958, IMMELMANN 1962, 1966).

Wiederholt wurde allein aus für den Beobachter auffallenden großen interindividuellen Gesangsunterschieden auf persönliches Erkennen des Vogels geschlossen. Diese Folgerung ist jedoch nicht berechtigt, denn bei manchen Arten gibt es interindividuell sowohl ganz stereotyp wie sehr variabel singende Populationen (Carolina-Weidenmeise: WARD 1966), die über große Räume mosaikartig verteilt sind (Gartenbaumläufer: THIELCKE 1965, 1969). Außerdem unterschätzt man das Leistungsvermögen der Vögel, wenn man große interindividuelle Verschiedenheit für persönliches Erkennen voraussetzt. Duett-singende Vogelarten (z. B. Zwergtaucher: BANDORF 1968) und nachahmende zeigen die Überlegenheit der Vögel in der zeitlichen Auflösung von Klängen im Vergleich zum Menschen (Beispiele für Nachahmen: THORPE 1958, MARLER & TAMURA 1964, TRETZEL 1965), so daß persönliches Kennen auch bei geringen interindividuellen Unterschieden möglich sein dürfte.

Die Befunde von GWINNER & KNEUTGEN (1962) an Kolkraben und an der Schama haben ergeben, daß die ♀♀ das Repertoire des Partners sehr genau kennen und sogar zu imitieren verstehen, wenn sie vom Partner getrennt wurden. Das ist wohl der stärkste Hinweis für persönliches Gesangskennen zum Nutzen des Paarzusammenhaltes. „Persönliches“ Kennen an Stimmen ist mehrfach nachgewiesen worden; an dreitägigen Amseln von MESSMER (1956) und an Trottelmullen von TSCHANZ (1968). Nachweise für persönliches — also an bestimmte Individuen geknüpftes — Lernen lieferten NICOLAI (1959) vom Gimpel und IMMELMANN (1967) vom Zebrafinken. ♂♂ des Weißkehlammerfinken erkennen Reviernachbarn an der Tonhöhe der Gesangelemente individuell (BROOKS in FALLS 1969).

d) Stimulation

Die gegenseitige Stimulierung innerhalb einer Gruppe etwa in einer Brutkolonie oder bei benachbarten Paaren darf heute als erwiesen angesehen werden (vgl. ARMSTRONG 1965). Aus dem akustischen Bereich gibt es dafür Befunde zwischen Brütenden und Jungen im Ei (S. 207) sowie zwischen den Jungen in den Eiern eines Geleges (S. 207). Weiterhin gibt es Hinweise für den gruppenstimulierenden Effekt des Gesanges. Vorgespielter Artgesang läßt mindestens kurzfristig die Gesangsrate ansteigen. Ebenso förderlich wirken singende Nachbarn (Gesangsduelle: S. 205). Prachtfinken können „auf andere ♂♂ in gewisser Weise sogar eine sexuell stimulierende Wirkung ausüben“ Einzelheiten dazu sind angekündigt (IMMELMANN 1968).

e) Synchronisation

Während der Balz treiben viele Vogelarten einen uns phantastisch anmutenden Aufwand mit optischen und akustischen Mitteln, die sehr wahrscheinlich der Synchronisation des Paares oder einer Gruppe dienen (vgl. ARMSTRONG 1965). Daß dabei die Lautäußerungen eine Rolle spielen, äußerten schon WHITEMAN (1919) und CRAIG (1908, 1913) (nach ARMSTRONG 1963). Dieser Schluß ist naheliegend, denn der Gesang ist bei der Balz ein viel verwandtes Mittel. Das gehäufte Vorkommen von wechselsingenden Paaren bei nachtaktiven Arten und Bewohnern dichtbewachsener Lebensräume sowie in Gebieten mit ganzjähriger oder unregelmäßiger Brutzeit wird mit der Notwendigkeit in Verbindung gebracht, akustische Sondermittel für die Synchronisation zu entwickeln (IMMELMANN 1961). So kommt es in verschiedenen Vogelkategorien sogar zu Gruppengesang (IMMELMANN 1961, 1966).

VAUGIEN (1951), FICKEN u. a. (1960) und BROCKWAY (1962, 1964) ließen ♀♀ des Wellensittichs männliche Lautäußerungen dieser Art hören. Das stimulierte die Ovarien-Entwicklung bis zur Eiablage. BROCKWAY (1965) hat die Methode verfeinert, indem sie verschiedenen von ♂♂ isolierten ♀♀-Gruppen ♂♂-Stimmen vorspielte. Dabei erzielte sie die stärkste Ovarienentwicklung einschließlich Eiablage bei einer Gruppe, die den leisen ♂-Gesang vor der Kopula (soft warble) hörte. Ein Effekt des lauten Gesanges und anderer Laute war nicht nachweisbar, obwohl er zum Teil nicht ausgeschlossen ist. Ob der leise Gesang eine veränderte Form des lauten Gesanges ist, wurde nicht untersucht. Es wäre m. E. denkbar, daß beide Gesangsformen nicht auf denselben Ursprung zurückzuführen sind. BROCKWAY hat mit ihren Befunden die paarsynchronisierende Wirkung des männlichen Gesanges sehr wahrscheinlich gemacht. Akustisch wirksame Stimulanz auf die ♀♀ wurde auch bei der Lachtaube festgestellt (LOTT u. a. 1967). Welche Stimmen aus dem Kolonie-Milieu dabei entscheidend sind, bleibt noch zu ermitteln. GWINNER (1966) wies die synchronisierende Wirkung des Artgesangs auf den Tagesrhythmus an drei Zeisig- und einem Girlitz-♀ nach.

Solange man nicht genau untersucht hat, ob Schwalbenstare tatsächlich das ganze Jahr über gleich viel singen, ist es m. E. nicht berechtigt, dem Gesang dieser Arten eine synchronisierende Wirkung abzusprechen (IMMELMANN 1966), und selbst bei genau gleichem Gesangsniveau wäre eine verschiedene Empfindlichkeit in der Wahrnehmung und damit eine Abstimmung denkbar.

f) Verschiedene Gesangsformen
für verschiedene Funktionen

Obwohl Nachweise für die in den vorausgegangenen Abschnitten angeführten Funktionen nur spärlich vorliegen, darf man annehmen, daß der Gesang einer Art nicht nur eine einzige Funktion erfüllt. Trifft dies zu, ist zu untersuchen, ob und woran Artgenossen erkennen, was der Sänger „meint“, oder ob sie dessen „Ab-

sichten“ erst in einer direkten Gegenüberstellung an anderen Verhaltensweisen erfahren müssen. Unsere Kenntnisse darüber sind sehr unvollkommen (vgl. G. & H. THIELCKE 1970).

Für Revierverteidigung und ♀♀-Anlocken sind bisher keine qualitativen Unterschiede der Gesänge beschrieben worden. Offenbar genügt hier in den meisten (oder allen) Fällen, daß unverpaarte ♂♂ mehr als verpaarte singen, um die ♀♀ ohne allzu viel Suchen zu paarungswilligen ♂♂ zu leiten. Es gibt einige Beschreibungen klar getrennter Gesangsformen für die Funktionen Revierverteidigung – Paarzusammenhalt, Revierverteidigung – Balz und Paarzusammenhalt – Balz (Literatur: G. & H. THIELCKE 1970).

III. Laute oder Rufe

a) S t i m m f ü h l u n g

1. Synchronisation der Küken in den Eiern

Obwohl viele Arten vor Ablage des letzten Eies zu brüten beginnen, schlüpfen bei manchen die Küken fast gleichzeitig. Die durch Feinde stark gefährdeten Bodenbrüter haben dadurch wahrscheinlich Vorteile. Die möglichen Ursachen für das gleichzeitige Schlüpfen sind oft diskutiert worden. HEINROTH (1938) glaubte, daß sich die zuletzt gelegten Eier schon im Körper der Mutter ebenso weit entwickeln, wie die gelegten durch Bebrütung. GOETHE (1955) nahm bei der Silbermöwe eine Beschleunigung des Schlüpfens durch Laute schlüpfender Küken und andere Laute aus der Kolonie an. VINCE (1964, 1966 a, 1966 b, 1967, 1968 a, b) hat die Frage bei der Japanischen Wachtel und der Virginischen Baumwachtel weitgehend aufgeklärt. Der Synchronisator ist bei ihnen ein klickendes Geräusch (VINCE 1964). Die Jungen dieser Arten können ein bis zwei Tage vor dem Schlüpfen verschiedene Laute und Geräusche erzeugen (S. 209). Das Klicken (Abb. 1 in KEAR 1968) hat nichts mit Geräuschen zu tun, die mit dem Eizahn ausgeführt werden. Es ist vielmehr mit der Atmung korreliert (DRIVER 1962, 1967). Es tritt mitunter auch nach dem Schlüpfen mit dem „Unterhaltungslaut“ auf (Abb. 3 in KEAR 1968). Das bei Nestflüchtern (DRIVER 1965, VINCE 1966 a, KEAR 1968) weitverbreitete Klicken wurde auch bei Singdrossel, Feldsperling, Kohlmeise und Silbermöwe festgestellt (VINCE 1966 a, 1967, GOETHE briefl.). Eier der Wachtel schlüpfen im Brutschrank nahezu gleichzeitig, wenn sie auf Kontakt liegen, dagegen über einen viel längeren Zeitraum bei einem Abstand der Eier von 10 cm. Aus Eiern, die 24 Stunden später in den Brutschrank in Kontakt mit den übrigen Gelegen gebracht wurden, schlüpfen die Küken mit den anderen mehr oder weniger gleichzeitig (VINCE 1967). In weiteren Versuchen legte die Autorin einzelne Eier in den Brutschrank auf einen Vibrator, der das Ei dreimal in der Sekunde leicht erschütterte; in den anderen Serien wurde das Ei mit Klicken vom Tonband beschallt. In beiden Fällen schlüpfen diese Eier meistens eher als der Durchschnitt des übrigen Geleges, die auf 10 cm Abstand lagen. Es ist also sowohl Körperschall wie Luftschall wirksam. Das Klicken beschleunigt die Entwicklung zurückgebliebener Küken (Wachtel, Baumwachtel) und hemmt das Schlüpfen weit fortgeschrittener (Baumwachtel: VINCE 1968 a, b).

2. Küken im Ei beeinflusst brütende Eltern

Manche Arten rufen schon im Ei ihren Stimmföhleruf (Graugans: FISCHER 1965, Trottellumme: TSCHANZ 1968), Schlaflaut (Graugans: FISCHER 1965); sie weinen (Großer Brachvogel: FRISCH 1956, Trottellumme: TSCHANZ 1968), klicken als Nebenprodukt der Atmung (DRIVER 1962, 1965, 1967, VINCE 1964, 1966 a, 1966 b, 1968 a, b) und machen bei ihren Bewegungen Geräusche. Brütende Silbermöwen, Graugänse

und Trottellummen ändern daraufhin ihr Verhalten (GOETHE 1953 a, FISCHER 1965, TSCHANZ 1968). TSCHANZ hat das quantitativ belegt. Er fand u. a. eine Korrelation zwischen dem Rufen der Jungen und dem ruhigen Aufstehen der brütenden Lumme. Auf die Schnabelarbeit des Kükens hin steht der Elternvogel ruckartig auf. Piepende Junge im Ei werden im Versuch auch dann vor stummen bevorzugt eingerollt, wenn ein schwarzer Fleck auf das Ei gemalt wurde, der sonst hemmend wirkt. Altvögel „antworten“ auf die Laute der Jungen: von 94 Stimmföhlungsrufen der Eltern wurden 49 spontan und 45 als Reaktion auf den Jungenruf geäußert. Die Rufe der Alten sind die gleichen wie bei der Fütterung und beim Herbeilocken der Jungen. An weiteren Verhaltensänderungen gegenüber dem bald schlüpfenden Küken sei das Herbeibringen von Fischen und „Fütterungen“ der Eier sowie eine Verkürzung des Ablöserhythmus von 16 bis 24 auf 2 bis 12 Stunden erwähnt (TSCHANZ). Sehr auffällig ist das sprunghafte Ansteigen von Verhaltensweisen, die typisch für Konfliktsituationen sind, wie Putzen, Flügeln und „Verlegen“ von Nistmaterial (GOETHE 1953 a, TSCHANZ 1968). Sie kündigen dem Verhaltensbeobachter das Nahen einer tiefgreifenden Umstellung des Elternvogels an – vom Ei auf das Junge –, bei der „die meisten Ausfallserscheinungen und Fehlleistungen“ auftreten (NICOLAI 1956). Eine langsame, schon durch Rufen der Küken im Ei vorbereitete Umgewöhnung ist hier also durchaus sinnvoll.

3. Küken lernen ihre Eltern persönlich kennen

Wie schon im vorigen Kapitel erwähnt, reagieren Trottellummen-Eltern auf die Stimmen ihrer ungeschlüpften Jungen mit Rufen. Diese Laute sind wiederum für die Küken bedeutungsvoll (TSCHANZ 1968). Brutschrankküken im geschlossenen Ei reagieren auf vorgespielte Stimmföhlungsrufe¹ der Eltern nur wenig mit eigenen Lauten und Befreiungsversuchen, zunehmend mehr nach Bildung des Pick- und Atemlochs und wieder weniger während der Rinnenbildung. Unter natürlichen Bedingungen sprechen die Küken besonders auf den Stimmföhlungsruf ihrer Eltern an, geringer auf deren „Bellen“. Andere Laute der Eltern sind wirkungslos. Altvögel rufen bevorzugt ihren Stimmföhlungsruf während der Aktivitätsphasen des Embryos; wahrscheinlich sind die Jungen dann besonders lernbereit, denn die für die Küken gleich lauten Stimmen benachbarter Lummen beantworten sie nicht. Im Brutschrank mit dem Stimmföhlungsruf zweier Altvögel beschallte Junge reagierten nach dem Schlüpfen im Simultanversuch fast nur auf diese, während fremde Lockrufe, andere Lummenstimmen oder künstliche Stimmen wenig oder gar nicht wirken. Frischgeschlüpfte Junge sprechen jedoch besser auf solche Laute an, auf die sie im Ei nicht dressiert wurden, als Küken im Ei und älter geschlüpfte. Das ermöglicht einem verwaisten Jungen die Umstellung auf Adoptiveltern. Es genügen fünf Fütterungen mit einem neuen Stimmföhlungsruf, und die Küken reagieren darauf gleich stark wie auf den alten, ohne freilich die Bindung an die bisher erlernten zu lockern. Andere akustische Reize (ein Wort mehrmals wiederholt) in Verbindung mit „einem angenehmen Erlebnis (Einkuscheln, Futter) genügen“, um sie zu Futtersignalen werden zu lassen. Durch weitgehende Isolation der Küken zusammen mit ihren Eltern ist bei der eng in Kolonien brütenden Trottellumme eine störungsfreie Aufzucht gesichert (TSCHANZ 1968). Ältere Adélie-Pinguine lernen die Fütterrufe ihrer Eltern ebenfalls kennen (PENNEY 1962). Brandseeschwalben rufen beim Heimflug von der Fischjagd einen Laut, der wie bei den Trottellummen für jedes Individuum sehr konstant, interindividuell aber sehr verschieden ist (HUTCHINSON u. a. 1968, THORPE 1968). Wahrscheinlich kennen sich Junge und Eltern vieler koloniebrütenden (und anderer?) Arten an der Stimme persönlich.

¹ Man könnte zu diesen Lauten (wie TSCHANZ) ebensogut Eiannahme-, Fütter- oder Lockruf sagen.

4. Kükenrufe als Erkennungsmerkmal

Taube Puten-♀♀ hackten ihre Küken tot, sobald diese geschlüpft waren. Außer Reichweite ihres Schnabels bedrohten sie ihre Küken mit gesträubtem Rückengefieder und gespreiztem Schwanz wie einen Nestfeind. Ein Ei, an der gleichen Stelle plaziert, rollten sie ein. Die Stimmen der Küken sind notwendig, um das Pflegeverhalten ihrer Mütter auszulösen und Feindverhalten zu verhindern (SCHLEIDT u. a. 1960). Sie müssen jedoch nicht unbedingt artspezifisch sein, denn Puten ziehen auch Hühnerküken auf. Ob Adoptivaufzucht nicht domestizierter Puten an akustischen Verständigungsschwierigkeiten scheitern kann, oder mit anderen Worten, wie weit oder eng das angeborene Schema der Eltern für die Jungenrufe ist, wurde bisher nicht systematisch untersucht. O. & M. HEINROTH (1928: 117) haben festgestellt, daß Haushühner zwar alle Eier ausbrüten, aber nicht alle artfremden Jungen führen. Sie fanden das von einer Hühnerglucke ausgebrütete Trappenjunge durch Schnabelhiebe getötet, gleich nachdem es die Schale durchbrochen hatte.

Trotz artspezifischer Unterschiede sind die Stimmfühlungsrufe der Küken von 90 untersuchten Anatiden-Arten recht ähnlich (KEAR 1968). Der Nachteil einer reibungslosen Aufzucht fremder Küken scheint nicht sehr groß zu sein, obwohl gerade bei Enten Mischgelege (BEZZEL 1961) und Mischbruten relativ häufig sind (SCHUSTER 1965). Die dabei leicht mögliche Prägung auf eine andere Art (vgl. SCHUTZ 1965) könnte zum Verlust auch der eigenen jungen ♂♂ als potentielle Brutvögel führen. Dennoch scheint es keinen starken Selektionsdruck auf Verschiedenheit der Stimmfühlungsrufe zu geben.

5. Zusammenhalt der Familie bei Nestflüchtern

Für den Zusammenhalt der Familie sind akustische Signale von großer Bedeutung, vor allem bei Arten, die in unübersichtlichem Gelände aufwachsen. Einzelne Laute, wie das Weinen isolierter Küken, treten in ihrer Bedeutung bei Arten zurück, deren Junge auf die freie Wasserfläche geführt werden (Samtente: KOSKIMIES 1957).

Anatiden-Küken bringen ihren Stimmfühlungsruf, wenn sie warm, ganz wach oder mit Geschwistern in Kontakt sind, sowie bei der Nahrungssuche, beim Erkunden und Putzen². Bei der Rückkehr zu den Geschwistern und bei der Erlösung von Hunger und Kälte sind die Laute ähnlich, aber lauter, und die jeweils zu drei bis fünf gereihten Rufe steigen in der Tonhöhe an. Ganz anders rufen (weinen) diese Küken bei Trennung von der Geschwisterschar, wenn ihnen kalt ist oder wenn sie hungrig sind (KEAR 1968). Wie weit hier intraspezifische Unterschiede in den Rufen mit den verschiedenen Ursachen gekoppelt sind und ob diese vom führenden ♀ verstanden werden, bleibt zu untersuchen. Einzeln in fremde Umgebung gebrachte Haushühnerküken weinen bei tiefen Temperaturen mehr als bei hohen. Die Rufrate steigt bei hohen Temperaturen vom dritten Tag an, bei einzeln aufgezogenen Küken jedoch nicht (KAUFMAN & HINDE 1961).

Auf das Pfeifen des Verlassenseins eines Kükens antwortet das führende Stockenten-♀ verstärkt mit seinem Führungslaut und bewegt sich auf das weinende Küken zu. Daraufhin weinen die zurückgebliebenen, worauf sich die Mutter nun wieder ihnen zuwendet. So geht dies mehrmals, da die Mutter immer von der Schar angezogen wird, die am meisten weint, bis alle wieder beisammen sind (LORENZ 1935). Die Hühnerglucke reagiert auf das Weinen ihres Kükens, auch wenn sie es nicht sehen kann, nicht aber auf dessen Bewegungen, wenn sie es nicht hören kann (BRÜCKNER in BUSNELL 1963). Dem Weinen des Kükens antwortet die Hühnerglucke.

² Eintägige Waldwasserläufer laufen auf arteigene Tonbandkontaktrufe zu dem Gerät hin (ORING 1968).

Auf größeren Abstand werden die beiderseitigen Rufe häufiger und lauter. Nach dem Unterschlüpfen weinen die Jungen noch so lange, bis sie einen passenden Platz gefunden haben. Dann trillern sie, und schließlich wird es ruhig. Verschiebt man die Glucke, weinen die Jungen sofort wieder (BAEUMER 1955). Große Brachvögel und Graugänse weinen bei Abkühlung bereits im Ei (v. FRISCH 1956, FISCHER 1965). Selbst solche Arten weinen zur Stimmföhlung, die im Alter nahezu stumm sind (Großtrappe: HEINROTH 1924). Merkwürdigerweise schließen taube Putenküken dichter zum Pfleger auf als hörende; hörende tun dies nur, wenn man sie ruft. Im allgemeinen lösen sich bewegende und rufende Attrappen eine bessere Nachfolgereaktion aus als stumme (SCHLEIDT u. a. 1960). Die Bedeutung der Führungslaute neben optischen Merkmalen der Mutterattrappen ist häufig untersucht worden (z. B. LORENZ 1935, FABRICIUS 1951, N. E. & E. C. COLLIAS 1956, WEIDMANN 1958, KLOPFER 1959, KLOPFER & GOTTLIEB 1962 a, b, GOTTLIEB 1963, BOYD & FABRICIUS 1965).

Waldwasserläufer und Einsamer Wasserläufer verstehen jeweils die intrafamiliären Kontaktrufe der anderen Art, wie ORING (1968) mit Tonbandversuchen nachgewiesen hat.

6. Zusammenhalt der Familie bei Platz- und Nesthockern

Unter den besonderen Bedingungen des Koloniebrütens haben Trottellummen die Fähigkeit entwickelt, schon im Ei ihre Eltern persönlich an der Stimme zu erkennen (S. 210). Nach Verlassen der Nestumgebung ist das mindestens ebenso wichtig wie in den ersten Lebenstagen. Die jungen Trottellummen stürzen sich, bevor sie flügge sind, von ihren Felsen in die Tiefe. Ihr Flattern kann zu dieser Zeit den Sturz etwas abbremsen. Sie landen entweder auf Felsen, dann sind sie tot, im Wasser oder auf dem grasbewachsenen Land. Sind sie im Gras gelandet, streben sie laufend weiter zum Wasser. Sie „krähen“ dabei laut. Nach der Beschreibung von TSCHANZ (1959) ist das eine Variante des Kontaktrufes. Hat das Junge das Wasser erreicht, kommen alle möglichen Altlummen herbei, aber nur die Eltern bleiben mit ihrem Jungen zusammen. In Versuchen konnte TSCHANZ (1959) nachweisen, daß sowohl Eltern ihr Junges wie die Jungen ihre Eltern an dem Krähen persönlich kennen, womit der Kontakt während der Führungszeit gesichert ist. Das ist der einzige mir bekannte Nachweis, daß die Eltern ihre Jungen an der Stimme persönlich kennen, obwohl das vermutlich eher die Regel als eine Ausnahme ist.

Viele kleine Nesthocker und Eulen sind im Nest „bis auf die Augenblicke des Gefüttertwerdens meistens still“ Nach dem Ausfliegen rufen sie dagegen dauernd (HEINROTH 1924), auch wenn sie satt sind (Amsel: MESSMER 1956, Feldsperling: BERCK 1961) und zeigen damit den Eltern ihren Standort an. Ein Amsel-♂, von dem wir zwei Junge aufzogen, ließ sich mit Standortlauten vom Tonband in ein Gebäude locken. Nur selten veranlaßten die abgespielten Laute diesen Altvogel, unmittelbar nach Futter zu suchen (G. & H. THIELCKE 1964). Viele Arten verwenden ihren Bettelruf gleichzeitig als Standortlaut (Meisen: LÖHRL 1950, Amsel: E. & I. MESSMER 1956, Brachschwalbe: v. FRISCH 1961, Feldlerche: DELIUS 1963). Adulte Feldsperlinge führen mit einem besonderen Ruf ihre flüggen Jungen (DECKERT 1962), und Zilpzalpe locken ihre flüggen Jungen rufend aus einer Gefahrenzone (GWINNER 1961). „Abgehängte“ junge Zilpzalpe weinen unausgesetzt, worauf ihre Geschwister herbeikommen. Selbst satte Junge nähern sich allein schon auf die Bettelrufe der Geschwister hin (GWINNER 1961).

7 Paar- und Schwarm-Zusammenhalt

Viele Arten verfügen über zwei ganz verschiedene Stimmföhlungsrufe. Der eine wird fast ununterbrochen gebracht und ist auf Nahwirkung eingestellt, den zweiten hört man bevorzugt, wenn sich die Vögel aus dem Auge verloren haben; er wirkt auf die Ferne. Entsprechend ist der erste leise, der zweite lauter (Kleiber: LÖHRL

1958, Zebrafink: IMMELMANN 1959, Schwanzmeise: LÖHRL 1964, Bartmeise: GOETHE briefl., Cardueliden: NICOLAI 1964, Garten-, Waldbaumläufer: THIELCKE 1964). Hört ein Artgenosse den verstärkten Stimmföhlungs-laut, ruft er ebenso. Wir wissen bisher nicht, ob die Fluggeräusche der Anatiden intra- oder gar auch interspezifisch verstanden werden.

BERCK (1961) fand, daß Feldsperlinge einen ihrer Stimmföhlungs-laute bevorzugt vor dem Abfliegen und beim Abfliegen, den zweiten vor allem im Fluge rufen. DECKERT (1962) kann an Varianten des ersten unterscheiden, ob der Flug kurz sein oder über große Strecken gehen wird. Einen dritten Stimmföhlungs-ruf des Feldsperlings hörte BERCK (1961) bei der Nahrungssuche, im Fluge und am Nistkasten. Felsentauben klatschen beim Abfliegen nur dann, wenn sie lange Strecken fliegen wollen (LORENZ 1935). Den meisten Tauben fehlen Stimmföhlungs-rufe ebenso wie auffällige Fluggeräusche (HEINROTH 1924, Goodwin 1967). Blutschnabelweber bringen den einen Laut nur, wenn der Schwarm nicht fliegt, einen zweiten im Fluge, vor dem Abflug, beim Abflug sowie bei der Vorbereitung zum Gruppenlanden (CROOK 1960). Die Silbermöwe hat vier Flugrufe. Einer davon reizt besonders stark zum Selbst-rufen und Mitfliegen (GOETHE 1937).

Das aus verschiedenen Lauten zusammengesetzte Triumphgeschrei der Graugans ist für den Zusammenhalt der Familie und für die Sozialstruktur einer Schar wesentlich (FISCHER 1965).

Die ♂♂ von Rauhfuß- und Sperlingskauz kündigen sich ihrem brütenden ♀ an, wenn sie Beute herbeibringen. Die Antwort des Rauhfußkauz-♀ mit einem anderen Ruf läßt sich auch mit der Nachahmung einer Gesangsstrophe auslösen (KÖNIG 1968).

Bestimmte Stimmföhlungs-rufe mancher Arten sind auf die Fortpflanzungszeit (Kleiber: LÖHRL 1958, Kohlmeise: GOMPERTZ 1961) oder auf die übrige Zeit des Jahres beschränkt (Amsel: MESSMER 1956, Feldlerche: DELIUS 1963, Zwergtaucher: BANDORF 1968).

Bei Nacht ziehende Seeschwalben, Entenvögel, Drosseln (und andere Singvögel) rufen besonders viel, wenn sie einzeln oder in kleinen Schwärmen fliegen (DROST 1963); auch wandernde Limikolen sind sehr stimmfreudig (HEINROTH 1924). Arten, die tagsüber Schwärme bilden, haben für Tag und Nacht den gleichen Stimmföhlungs-ruf. Nachtzieher, die tags einzeln leben und nachts gruppenweise fliegen, haben einen besonderen Zugruf (HAMILTON 1962), den sie zur Zugzeit aber auch tagsüber bringen (DORKA mündlich). Mit den vom Tonband vorgespielten Stimmföhlungs-rufen des Reisstärklings, die tags und nachts gleich sind (HAMILTON mit Spektrogrammeleg), steigt dessen Zugenruhe und die Zahl der Rufe im Käfig. Sehr zugunruhige Vögel fliegen dabei trotz schlechter Erfahrung nach oben in die Luft. HAMILTON vermutet, daß die Laute ziehender Vögel Artgenossen vom Boden mitreißen. Nachts in Schwärmen ziehende Arten halten wahrscheinlich mit ihren Rufen zusammen. Gute Ortbarkeit und interindividuelle Unterschiede der Laute (letzteres spektrographisch belegt) mögen ihnen dabei helfen. Nicht selten sind in einem Nachtschwarm mehrere Arten. Der Abstand zwischen den Individuen ist nachts größer als tags (HAMILTON 1962).

Die Flugrufe von 13 Fringilliden-Arten sind weniger verschieden als deren andere Laute. Das begünstigt wahrscheinlich das Zustandekommen gemischter Schwärme (MARLER 1957).

8. Laute vor Rast, Schlaf und Hudern

Haushühner „girren“ in der dritten bis sechsten Lebenswoche, wenn sie unter der Glucke oder am gemeinsamen Schlafplatz sitzen (BAEUMER 1962). Zusammenrücklaute sind von Arten beschrieben, die auf Federkontakt schlafen (Bienenfresser,

Blauwangenspint: L. KOENIG 1951, 1953, Dorngrasmücke: SAUER 1954, Wintergoldhähnchen: NÖHRING 1959, Schwanzmeise: LÖHRL 1964, Gartenbaumläufer, Waldbaumläufer: THIELCKE unveröffentlicht). Ein ruhegestimmter Zilpzalp wispert, trippelt auf der Stelle und plustert sich, worauf das Geschwister auf Kontakt rückt. Vom Tonband abgespieltes Wispern veranlaßte einen jungen Zilpzalp, sich an den Lautsprecher zu schmiegen (GWINNER 1961).

Unter den Anatiden verfügen nur die Jungen der Gattungen *Cygnus*, *Branta*, *Anser* und die Hühnergans über Ruhelaute (KEAR 1968: Abb. 7), die vielleicht die Rastperioden der Geschwister synchronisieren und den Elter zum Hudern veranlassen (KEAR).

Das Wispern nestjunger Neuntöter lockte in mindestens vier Fällen ältere Junge an, die zu den Nestlingen in die Keksdose schlüpften und neben ihnen ins Leere huderten. Das taten auch ♂♂, „obwohl draußen meist nur ♀♀ hudern“ Wispern entsteht durch gereichte Sperrlaute des jeweiligen Entwicklungsstadiums (mit Sprekrogrammen belegt: BLASE 1960).

9. Laute, die eine Nahrungsquelle anzeigen

Findet ein einzelnes Schwarmmitglied von *Odontospiza* eine größere Futterquelle, ruft es schnell gereiht. Durch diese nur an diese Situation geknüpften Laute werden Artgenossen auf das Futter aufmerksam (GÜTTINGER mündlich). Mit dem vom Tonband abgespielten Futterfinderuf der Silbermöwe ließen sich in wenigen Minuten 20 bis 30 Möwen anlocken (FRINGS u. a. 1955 a, b). Kommt ein Mensch in den Bereich des Honiganzeigers *Indicator indicator*, führt der Vogel den Menschen häufig mit besonderen Lauten, Gesten und auffälligem Flug so lange hin und her, bis sie auf ein Bienennest stoßen. Dabei haben die Rufe des meistens unsichtbaren Vogels die größte Bedeutung. Zerstört der Mensch das Bienennest, macht sich der Vogel über die Reste her und verzehrt das Wachs. Der Honigdachs (*Mellivora capensis*) und Paviane (*Papio*) werden wahrscheinlich in gleicher Weise geführt. Vermutlich stimuliert der Honigdachs den Vogel seinerseits mit Lauten, die von Eingeborenen nachgeahmt werden, wenn sie vom Honiganzeiger geführt werden wollen (FRIEDMANN 1955).

b) Aggressives Verhalten gegenüber Artgenossen

Unterschreiten einer bestimmten Individualdistanz provoziert beim Feldsperling einen bestimmten Laut, z. B. im Schwarm oder am Schlafplatz. Ein zweiter Laut ist mit Drohhaltungen verbunden. „Er allein genügt, um einen schwächeren Artgenossen zur Flucht zu veranlassen“ (BERCK 1961). Das Haushuhn hat vier Abwehrrufe. Den ersten bringt es gegen unerwünschte Berührung, den zweiten am Nest, den dritten beim Staubbaden, und der vierte ist nur Glucken eigen, die ihn in allen drei Situationen – zum Teil kombiniert mit anderen Rufen – hören lassen. Die Rufe zwei bis vier haben nur ♀♀, den ersten ♀♀, Küken am Schlafplatz von der dritten Woche an und ♂♂; bei ♂♂ ist er aber selten (BAEUMER 1962). Mitunter werden Drohlauten nur gegenüber fremden Artgenossen (*Granatina*: NICOLAI 1964) und vom ♀ nur gegen fremde ♂♂ (Bienenfresser: L. KOENIG 1951) gebracht. Graureiher bedrohen vor allem dasselbe Geschlecht (VERWEY 1930), ♂♂ der Singammer fremde ♂♂, ♀♀ ihren Gatten oder fremde ♂♂ (NICE 1933). Der Blutschnabel-Weber verwendet den gleichen Laut beim Angriff wie beim Drohen (CROOK 1960). Stören Dohlen Artgenossen in der Kolonie, ruft die Angegriffene, woraufhin alle anderen ebenfalls rufen. Der Störenfried stimmt in diese Rufe ein, womit der Streit neutralisiert ist (LORENZ 1931, 1935). In einer Gruppe junger Silbermöwen darf nur das in der Hierarchie am höchsten stehende ♂ oder dessen „Verlobte“ jauchzen (GOETHE 1953 b).

BERGMAN (1958) spielte Steinwälzern den bei Revierkämpfen aufgenommenen Angriffslaut vor und erzielte damit den gleichen Effekt wie mit dem Spiegelbild des Vogels. Das ♀ schief nach einer Minute und das ♂ nach drei Minuten scheinbar ein, eine auch bei richtigen Kämpfen zu beobachtende Verhaltensweise dieser Art. Der gleiche Laut wird auch interspezifisch als Abwehr gebraucht, wie überhaupt Drohrufe oft sowohl intra- wie interspezifische Verwendung finden.

Jungen Silbermöwen dienen die Bettellaute noch weit über die Zeit des Selbständigwerdens hinaus mit der entsprechenden Haltung offenbar als Beschwichtigung gegen aggressive Artgenossen (HEINROTH 1924), Bienenfresser und Blauwangenspinde verhalten sich in dieser Weise auch noch als Adulte (L. KOENIG 1951, 1953). BANDORF (1968) fand beim Zwergtaucher einen besonderen Demutsruf.

c) Paarinterne Laute

Viele Laute sind an die Zeit während der Paarbildung oder danach an Begegnungen zwischen den Partnern eines Paares geknüpft. Über ihre Funktionen können wir, wie so oft, nur Vermutungen äußern. Manche Einzelgänger-Arten, z. B. die Spechte, scheinen damit gegenseitig ihre Aggression zu beschwichtigen. Sie haben dazu komplizierte Zeremonien mit verschiedenen Haltungen und Lautäußerungen ausgebildet (vgl. BLUME 1959). Die ♂♂ des Textorwebers besetzen die Kolonie einige Wochen vor den ♀♀. Sobald die ♀♀ erscheinen, machen die ♂♂ mit bestimmten Lauten und Bewegungen auf sich und ihren Nestanfang aufmerksam (COLLIAS 1963). Andere Laute mögen der Synchronisation des Paares dienen (vgl. BROCKWAY 1965). Häufig sind derartige Laute geschlechtsspezifisch. Man hört sie bei Begegnungen der Paare als „Begrüßung“ (wie häufig geschrieben wird), bei der Brutablösung, bei der Futterübergabe (unten), beim Locken mit Futter, an einem prospektiven oder bereits gewählten Nestplatz sowohl von Höhlen- wie von Freibrütern, beim Transport des Nistmaterials, beim Nestbau, während der Balz, wenn das ♂ sein ♀ füttert, sowie vor, während und nach der Begattung. Der gleiche Ruf kann in mehreren Situationen auftreten, sehr oft ist ein Laut aber nur an eine dieser Verhaltensweisen geknüpft. Angaben darüber findet man in jedem sorgfältigen Ethogramm; nähere Untersuchungen über die Funktion fehlen fast immer.

Verbreitet ist das weibliche „Balz“-Betteln um Futter mit den Bewegungsweisen (z. B. Flügelzittern) und/oder Lauten hungriger Jungen (Silbermöwe: GOETHE 1937, Kleiber: LÖHRL 1958, Trauerschnäpper: CURIO 1959, Blutschnabelweber: CROOK 1960, Kohlmeise: GOMPERTZ 1961, Rauhfußkauz: KUHK 1953, Sperlingskauz: C. KÖNIG 1968). Eichelhäher-♂♂ gebrauchen mitunter den gleichen Laut wie beim Betteln, um ihr ♀ zum Nistplatz zu locken oder um ihrerseits zu betteln (GOODWIN 1952).

d) Füttern der Jungen

1. Auslösen der Annahmefähigkeit

Nesthocker-Eltern ermuntern ihre Jungen mit bestimmten Fütterlauten zum Sperren, wenn sie gesättigt oder wenn andere Sperrauslöser unwirksam geblieben sind (Erschütterung des Nestes beim Anfliegen, Verdunkelung des Nesteingangs bei Höhlenbrütern, Geräusche, Gesang, Laute, Anblick des Elters, Berühren der Jungen). Solange die Jungen noch blind sind, ist die akustische Reizung besonders bedeutungsvoll. Es ist oft schwer, die Fütterlaute überhaupt festzustellen, da sie sehr leise und nur bei Nahrungsfülle häufiger sind (vgl. MESSMER 1956). Welchen Arten sie fehlen, ist unbekannt. Bei der Amsel hat nur das ♀ einen Fütterlaut (MESSMER 1956). Kolk-raben rufen eindringlicher, lauter und dichter gereiht, wenn die Jungen nicht gleich sperren. ♀♀ bringen den Fütterlaut schon Tage vor dem Schlüpfen; bei hoher Fütterintensität ist er auch bei der Nahrungssuche und -verarbeitung zu hören (GWINNER

1964). Je hungriger die Nestlinge sind, um so unspezifischer ist die Sperreaktion auf akustische Reize (LÖHRL 1950 a). Meisen lassen sich mit wenigen Fütterungen auf ganz andere Füttergeräusche umstellen (unveröffentlicht). Amseln kannten schon am dritten Lebenstag die Dressurmelodie aus 13 Tönen (MESSMER 1956), und Trottelsummen lernen die beiden Fütterlaute ihrer Eltern bereits im Ei individuell kennen (S. 210).

Junge Grünspechte reagierten mit zunehmendem Alter immer spezifischer auf die Kratzgeräusche des außen am Stamm hochhüpfenden Elters, den BLUME (1961) mit den Krallen einer Spechtattrappe und anders erzeugtem Kratzen nachahmte.

Bettellaute der Geschwister stimulieren ebenfalls zum Sperren (Trauerschnäpper: CURIO 1959). Wird nur ein Junges aufgezogen, können die Bettellaute ganz ausfallen (Waldkauz, Waldohreule: WENDLAND 1963).

Viele Nestflüchtereltern machen ihre Jungen mit Lauten auf Nahrung aufmerksam oder weisen mit Rufen auf vorgehaltenes Futter hin. Die mütterlichen Lockrufe sind für Haushuhnküken der stärkste Anreiz, etwas als eßbar anzuerkennen (BAEUMER 1955).

2. Auslösen des Fütterns

Soweit ich sehe, scheinen die Jungen aller Arten, die von Altvögeln gefüttert werden, Bettellaute zu haben; selbst solche, die sonst so gut wie stumm sind (Weißstorch). Unter den Gänsen verfügen nur die Küken der Spaltfußgans über Bettellaute, der einzigen Gans, die ihren Jungen Futter vorhält (KEAR 1968).

Zunehmender Hunger stimuliert die Jungen zum Betteln (Silbermöwe: GOETHE 1937, Amsel: E. & I. MESSMER 1956, Neuntöter: BLASE 1960) und die Eltern, mehr zu füttern. Daß hier tatsächlich die Laute bedeutungsvoll sind, hat v. HAARTMAN (1953) am Trauerschnäpper gezeigt.

e) Bedrohung durch Feinde

Vom Gesang abgesehen ist über keine Lautäußerung so viel geschrieben worden wie über Alarmrufe. Das mag daran liegen, daß der beobachtende Mensch häufig selbst als Feind behandelt wird und somit viel Erfahrung mit dieser Verhaltensweise sammeln kann. Verhalten gegenüber Feinden reizt aber auch zu eingehenderer Untersuchung, weil man damit Fragen der Wahrnehmung und Evolution beantworten kann. CURIO (1963) hat die Probleme des Feind-Erkennens ausführlich behandelt; auf die von ihm zitierte Literatur wird hier häufig summarisch verwiesen.

1. Gefahr für die Nachkommenschaft

Im allgemeinen nimmt die Reaktion der Eltern auf „Gefahr am Nest“ während der Brutzeit zu (Zusammenfassung bei CURIO 1963).

Erschrecken des Feindes: Von fünf *Agapornis*-Formen haben nur zwei (*cana*, *taranta*) bestimmte Laute, mit denen sich die Altvögel in der Nisthöhle gegen Räuber verteidigen. Bei *A. taranta* ist die Schwelle höher, und einzelne Verhaltensweisen, die bei *A. cana* mit den Rufen einhergehen (Schwanz-, Flügelspreizen, Gefiedersträuben), fehlen *taranta*. Es werden zwei verschiedene Laute ausgestoßen; einer ist dem beim Ergriffenwerden sehr ähnlich. Wellensittich und Sperlingspapagei verteidigen ihr Nest in ähnlicher Weise (DILGER 1960). Der Autor berichtet von der starken Schreckwirkung des *cana*-Verhaltens auf ihn selbst. Das gleiche gilt für das Abwehrverhalten der *Parus*-Arten, das verschiedentlich beschrieben worden ist (z. B. PICKENS 1928, LÖHRL 1950 a, 1964, GOMPERTZ 1961, 1967). Das Geräusch des Flügelschlagens und ein plötzliches Zischen sind Teil dieses komplizierten Verhaltensablaufs, der wahrscheinlich der ganzen Gattung *Parus* eigen ist. Bisher wurde er bei 13 der 43 Arten beobachtet (THIELCKE 1968). Zischen läßt sich z. B. durch Kratzen am Nistkasten aus-

lösen. Es tritt schon bei älteren Nestlingen auf, und zwar zur gleichen Zeit immer nur von einem Jungen. Es wirkt offenbar aktivitätshemmend, denn die Geschwister drücken sich stumm (LÖHRL mündl.). Ob das Zischen nicht nur den Menschen, sondern auch andere Nesträuber — wie Wiesel, Marder und Mäuse — abschreckt und die Brut (und den Brütenden) schützt, bedarf der Bestätigung. Das gilt in noch stärkerem Maße für das weitverbreitete „Schnabel“-Knacken³ in die Enge getriebener Vögel. Felsentauben (HEINROTH 1948), Halsbandschnäpper (LÖHRL 1950) und Eulen (KUHΚ 1969, BERTHOLD mündl.) knacken bei Gefahr schon als Nestlinge.

Fortlocken des Feindes: Viele Arten verleiten vor Bodenräubern in Nestnähe, indem sie sich krank oder flügelahm stellen oder sich wie eine Maus verhalten und somit Räubern eine leicht zu erlangende Beute vorgaukeln (von 14 Schwan- und Gänse-Arten verleiten nur Kanada-, Rost- und Brandgans, von unseren Schwimmern Krick-, Stock-, Spieß- und Löffelente: BAUER und GLUTZ 1968, von unseren Tauchenten: Kolben-, Tafel-, Eider-, Prachteider- und Samtente, von unseren Sägern nur der Mittelsäger: BAUER & GLUTZ 1969; außerdem verleiten Nachtschwalben: SUTHERLAND 1963, das Flughuhn *Pterocles namaqua*: MACLEAN 1968, Ringeltaube: WITTENBERG 1969, Fasan: KULL mündl., Zwergwachtel: STOKES 1967, Limikolen: SIMMONS 1955, Heidelerche: GOODWIN 1953, Singammer: NICE 1933, Zwergammer: SUDHAUS 1969, Waldlaubsänger: DORKA mündl., Wiesenpieper, Kohlmeise, Feldsperling und Goldammer: LÖHRL mündl.). Bei Limikolen wird dieses elterliche Verhalten unter anderem durch die Angstschreie der Küken ausgelöst (SIMMONS 1955); es bedarf allerdings noch der Klärung, ob diese Laute allein die Eltern anzulocken vermögen oder gar ohne optische Eindrücke das Verleiten provozieren. Für das Verleiten wirken die Laute vermutlich in erster Linie fördernd. Einige Arten scheinen beim Verleiten besonders zu rufen (Säbelschnäbler: STADLER 1932, Sandregenpfeifer: LAVEN 1940, die Nachtschwalbe *Chordeiles minor*: SUTHERLAND 1963, die Virginische Zwergwachtel: STOKES 1967, das Flughuhn *Pterocles namaqua*: MACLEAN 1968). Über den Effekt dieser Laute wissen wir nichts.

Alarmrufe der Amsel (das Tixen) zusammen mit Angstschreien der Jungen locken nicht nur die Eltern, sondern auch Nachbarn an (MESSMER 1956). Auf den Angstschrei⁴ eines noch nicht ganz flüggen Jungen versammelten sich mindestens zehn Buchfinken (KNECHT & SCHEER 1968). In der Situation „Junge in Gefahr“ werden also die Reviergrenzen aufgehoben. Der biologische Sinn dieses Verhaltens ist oft als Vergämen des Räubers angesehen worden. Da Angstschreie aber erst ausgestoßen werden, wenn das Junge ergriffen wurde, befriedigt diese Erklärung nicht. Der Räuber, etwa eine Katze oder ein Fuchs, werden ihre Beute deshalb nicht loslassen. Ein Sperber kann die ganze Nacht auf einem angstschreienden, in der Abenddämmerung erbeuteten Star sitzen (GERSDORF 1966). Wahrscheinlich liegt der Selektionswert in der Irritierung des Räubers durch die nach allen Seiten schreiend fortstürzenden Geschwister (S. 218). Angstschreie des Stars locken auch andere Arten an (Buchfinken, Kohlmeisen, Haubenmeisen: BERTHOLD mündl.).

Angriffe auf den Feind: Angstschreie ergriffener Jungen veranlassen viele Nestflüchter (LORENZ 1935) und Amseln (E. & I. MESSMER 1956), selbst übermächtige Feinde anzugreifen. Es beteiligen sich daran sogar ♂♂ von Hühnervögeln, die sich sonst um ihre Jungen nicht kümmern. Selbst Schreie erwachsener Junger lösen Angriffe auf den Menschen aus (LORENZ 1935). Ohne Tonbandversuche muß hier wie in anderen Fällen offen bleiben, welche Komponenten der Situation „Junges in Ge-

³ CURIO (1959) hörte das Geräusch beim Trauerschnäpper schon, ehe der Schnabel geschlossen war. Auch bei Eulen entsteht es offenbar nicht durch Aufeinanderschlagen der Schnabelscheiden (KUHΚ mündl.).

⁴ Die Autoren schreiben von Alarmruf.

fahr“ in welcher Weise wirksam sind (Anblick des zappelnden Jungen oder/und des Räubers und/oder Hören der Schreie).

Den Angriffsflug auf den Räuber begleiten häufig besondere Laute (Silbermöwe: GOETHE 1937, Kleiber: LÖHRL 1958, Trauerschnäpper: CURIO 1959, Lachseschwalbe: LIND 1963, Kolkkrabe: GWINNER 1964, Rohrdommel: BAUER & GLUTZ 1966), oder die hohe Erregung widerspiegelnde (?) veränderte Alarmrufe (unveröffentlicht).

Reaktion der Jungen: Silbermöwen im Ei (GOETHE briefl.) kennen die Bedeutung der elterlichen Alarmrufe, frisch geschlüpfte Limikolen-Küken dagegen noch nicht. Luftalarmrufe ließen aber Haushuhn-Embryonen augenblicklich verstummen (BAEUMER 1955), und eben geschlüpfte Goldfasanen flüchteten. Wenn sie fliegen können, baumen sie bei Luftalarm auf (LORENZ 1935). Luftalarm der Mutter führt von Geburt an zur Flucht. Mutterlos Aufgezogene suchen auf imitierte Luftalarmrufe am 18. Lebenstag den Himmel ab (Auer-, Birkhuhn: MÜLLER 1961). Ganz junge Große Brachvögel drücken sich, wenn sie Alarmrufe erwachsener hören, manche blicken nur nach oben und andere reagieren gar nicht. Mit zunehmendem Alter werden die schon früh recht selbstständigen Küken von den Alarmrufen unabhängiger (v. FRISCH 1958). Die Herzschlagfrequenz eines sich drückenden Kiebitzes sank jeweils beim Ertönen des arteigenen Alarms (v. FRISCH 1966 a). Tonbandalarm veranlaßte eintägige Waldwasserläufer zu flüchten und sich zu drücken (ORING 1968). Untersuchungen auf breiter Basis fehlen in allen Fällen.

Hören Nestlinge Alarmrufe der Eltern, drücken sie sich im Nest und/oder verstummen (Baumfalke: SCHUYL u. a. 1936, Amsel: TINBERGEN & KUENEN 1939, Trauerhalsbandschnäpper, Ofenvogel, Haussperling, Buntspecht: CURIO 1959, Neuntöter: BLASE 1960, Kohlmeise: GOMPERTZ 1961, Zilpzalp: GWINNER 1961, Grauspecht: CONRADS & HERRMANN 1963). Als Ausnahme sperrte eine Amselbrut bis zum elften Tage auf Alarmrufe hin, danach duckten sich die Jungen (TINBERGEN & KUENEN 1939). Amsel-Tixen der Eltern oder vom Tonband ließ in 11 von 12 Fällen die Herzschlagfrequenz geringfügig absinken (v. FRISCH 1966 b). Eiderenten-Küken scharen sich rasch um die Mutter, wenn diese beim Erscheinen jagender Großmöwen Alarm ruft (BAUER & GLUTZ 1969 nach HOOGERHEIDE 1950).

Lange andauernder Alarm der Eltern kann ältere Halsbandschnäpper-, Kohlmeisen- und Kleiberjunge aus dem Nest springen lassen (LÖHRL 1950 und mündl.). Bei einem noch nicht flüggen Kleiberjungen waren es mit Sicherheit allein die Alarmrufe der Eltern. Angstschreie der Geschwister haben das gleiche Ergebnis (Meisen, Kleiber, Rotschwänze, Fliegenschnäpper, Eichelhäher, Krähen: LÖHRL 1950 a, Amsel: MESSMER 1956, Neuntöter: BLASE 1960, Zilpzalp: GWINNER 1961, Baumläufer: THIELCKE unveröffentlicht). Das zuletzt aus dem Nest genommene Junge schreit am ehesten (LÖHRL). Tonbandversuche hat auch hier noch niemand gemacht. Es wäre denkbar, daß zu den Lauten optische Reize oder fehlender Kontakt kommen müssen, um das Nestspringen auszulösen.

Der Alarmruf des Zilpzalps läßt flügge Junge erstarren oder in Deckung stürzen (GWINNER 1961). Auf Kontakt sitzende Neuntöter schnellen hoch, sobald sie ihren Alarmruf vom Tonband hören, „frieren ein“ oder lassen sich blindlings fallen. Auf dem Boden drücken sie sich (BLASE 1960 mit Abbildungen).

Fortlocken der Jungen: Dorngrasmücken (SAUER 1954) und Zilpzalpe (GWINNER 1961) locken ihre Jungen mit Rufen aus der Gefahrenzone (Katze oder Mensch), oder sie versuchen das, wenn die Jungen in der Hand des Menschen schreien (Mornellregenpfeifer: RITTINGHAUS 1962).

Laute gegenüber Nestschmarotzern: SMITH (1946) sah auf seine Nachahmung des Kuckuck-Gesanges, wie ein Fitis mit Singen aufhörte, herbeikam und besondere Rufe ausstieß, die dem Beobachter unbekannt waren. Über mögliche Funktionen dieser Laute ist nichts bekannt. Erscheint der Kuckuck *Chrysococcyx caprius* an einer Textor-

weber-Kolonie — er ist bei dieser Art Brutparasit —, wird er mit Rufen empfangen, die sonst bei tätlichen innerartlichen Auseinandersetzungen zwischen zwei ♂♂ gebracht werden (COLLIAS 1963).

2. Gefahr für Altvögel

Viele Vögel verfügen über ganz verschiedene Alarmrufe gegenüber einem fliegenden Flugfeind und gegenüber Bodenfeinden (HEINROTH 1924 und viele andere). Manche Arten unterscheiden offenbar noch feiner zwischen verschiedenen Situationen, wie die Amsel mit fünf verschiedenen Alarmrufen (Tixen, Ducken, Zetern, ziii, Angstschrei) und die Rauchschnalbe mit verschiedenen Varianten eines Rufes beim Verfolgen eines Sperbers und eines Baumfalken (MOHR 1960) und Puten mit einem Laut für hoch- und einem für niedrigfliegende Bussarde (SCHLEIDT 1961). Andererseits kommt der Waldbaumläufer mit einem Alarmruf aus, der nur als Angstschrei etwas modifiziert und der außerdem als Rivalenlaut verwandt wird (S. 215). Die allgemein noch wenig vorangetriebene Funktionsanalyse ist bei Arten wie der Amsel auch deshalb so schwierig, weil die Alarmlaute nicht nur zu hören sind, wenn ein Feind auftaucht, sondern auch in vielen anderen Situationen (vgl. MESSMER 1956).

„Meist löst der ruhende oder sich fortbewegende Bodenräuber dasselbe Verhalten aus wie der ruhende Flugfeind“ (CURIO 1963). Ausgenommen ist davon für (manche?) Kleinvögel der Sperber, der von gedeckt sitzenden Amseln mit dem Luftalarmruf „angezeigt“ wird, gleich ob er sitzt oder fliegt. Die vor einem plötzlich auftauchenden Sperber in Deckung stürzenden Amseln zetern (eigene Beobachtung). Luftalarmrufe der Amsel können auch in anderen Situationen auftreten (MESSMER 1956), nach eigenen Feststellungen, wenn Dohlen in einiger Entfernung vom Nest sitzen (zweimal), ein Mensch in Nest- (viermal) oder Jungennähe (zweimal) erscheint, eine Katze umherschleicht (einmal) oder im Herbst eine stumme Amsel aus dem Netz genommen wird (einmal). Vielleicht entsprechen die einzelnen Alarmrufe einem verschiedenen Bedrohungsgrad (VERWEY 1930, LÖHRL 1950 b). Dabei kann ein Vogel für uns gleiche Situationen offenbar ganz verschieden „beurteilen“ (vgl. CURIO 1963). Silbermöwen wurden bei einem Alarmruf, den sie zum Beispiel beim Erblicken eines gefangenen Artgenossen äußern, von beliebten Futterplätzen vertrieben. Dieser Laut wirkte auf andere Möwenarten in derselben Weise (FRINGS u. a. 1955 a).

Manche Arten verstummen bei Luftalarm, „frieren ein“ (Haussperling: BERCK 1961), stürzen in Deckung (Buchfink: MARLER 1956 b, Feldsperling: DECKERT 1962, Drosseln: G. & H. THIELCKE 1964) oder fliegen auf und suchen Höhe zu gewinnen (Rabenkrähe: LÖHRL 1950 b). In-Deckung-Stürzen läßt sich bei Schwanzmeisen mit Tonbandrufen auslösen (eigene Beobachtung).

Ruhende Flugfeinde, z. B. Eulen, und Bodenfeinde werden vor allem, aber keineswegs von allen Kleinvogelarten behaft (CURIO 1963), d. h. eine Schar alarmrufender Vögel hält sich in einiger Entfernung vom Räuber auf. Der biologische Sinn dieses Verhaltens ist unklar; vielleicht dient er dem Vergrämen (vgl. CURIO 1963) oder Kennenlernen des Räubers (MARLER 1956 b, THIELCKE 1968). Allerdings nützt es dem nachts von einer Eule gegriffenen Kleinvogel nichts, daß er sie kennt. Der Eichelhäher haßt auf Eulen und wird seinerseits als Nesträuber von kleinen Singvögeln behaft (GOODWIN 1953). Das Lärmen hassender Kleinvögel, vom Tonband abgespielt, lockte in kurzer Zeit viele Arten an, weit mehr, als auf dem Band zu hören waren. Tannenmeisen rufen auf Tonband-Alarm des Waldbaumläufers mit eigenen Alarmrufen (eigene Beobachtung). In Gebieten, wo der Sperlingskauz vorkommt, hassen die Kleinvögel auch allein auf menschliche Nachahmungen des Rufes der Eule (vgl. CURIO 1963). Die Sperbereule scheint über Laute zu verfügen, die „schimpfende“ Kleinvögel beruhigt (KÖPKE 1969).

3. Artgenosse in Gewalt des Räubers

Ein Artgenosse in der Gewalt eines Räubers löst häufig heftigen Alarm oder gar Angriffe aus. Angstschreie stimulieren diese Reaktion besonders (S. 217). Tonband-Angrüfe locken Rabenvögel zunächst an, dann zerstreuen sich die Vögel wieder; nachts verlassen sie ihren Schlafplatz (FRINGS u. a. 1958) oder die Nisthöhle (Haus- und Feldsperling: BERCK 1961). Starenschwärme werden mit arteigenen Angstschreien von Schlafplätzen und aus landwirtschaftlichen Kulturen vertrieben (z. B. FRINGS & JUMBER 1954), Möwen von Startbahnen küstennaher Flugplätze (GOETHE briefl.).

4. Interspezifische Reaktion auf Alarmrufe

Luftalarm- und Bodenalarmrufe können interspezifisch sehr ähnlich sein (MARLER 1956 c, 1957). Ursachen dafür werden von MARLER, SCHWARTZKOPFF 1962, PERRINS 1968 und THIELCKE 1968 diskutiert. Viele Arten kennen die Bedeutung artfremder Alarmrufe (z. B. von ORING 1968 an *Tringa ochropus* und *T. solitaria* mit Tonbandversuchen nachgewiesen), auch wenn ihnen ähnliche Rufe in ihrem Repertoire fehlen. So reagieren Feldsperlinge richtig auf Luftalarm von Meisen, Amseln, Goldammern (BERCK 1961) und Haushühnern (DECKERT 1962), Haushühner auf Luftalarm von Rabenkrähen (LÖHRL 1950 b). BERGMAN (1964) hat die interspezifische Reaktion mit Tonbandstimmen eingehend untersucht: Brütende Reiherenten-♀♀ reagieren auf Flußseeschwalben-Alarm stark, auf Silber-/Heringsmöwen-Alarm besser, wenn diese Arten im gleichen Gebiet brüten, als wenn sie das nicht tun. Steinwälzer verstehen fremde Alarmrufe aus dem gleichen Nistgebiet ebenfalls richtig. Bei Eider- und Stockenten ist die Antwort dagegen gering oder fehlt. Rotschenkel reagieren auf die meisten auffälligen Vogelrufe und lassen sich in Verbindung mit einem Habichtsbalg schneller als die anderen angeführten Arten auf Laute dressieren. Wenige Tage alte Samtenten-Küken reagieren bereits sinnvoll auf die Alarmrufe anderer Arten (Fluß-, Küstenseeschwalbe, Rotschenkel, Sturmmöwe), die beim Erscheinen von Heringsmöwen geäußert werden (BAUER & GLUTZ 1969 nach KOSKIMIES 1957).

Die Angstschreie des Hasen locken Scharen von Krähen an (KRAMER 1941), in diesem Fall also nicht prospektiv bedrohte, sondern Räuber.

5. Entwarnung

Den wenigen Angaben über akustische Entwarnung nach einem Alarm ist nicht zu entnehmen, ob irgend eine Art dafür einen besonderen Ruf ausgebildet hat. Vielmehr scheinen in anderem Zusammenhang verwandte Laute auch als Entwarnung zu dienen.

IV. Schwierigkeiten der Funktionsanalyse

Der hier gegebene Überblick ist zweifellos vereinfacht, einmal von den Beobachtern und dann noch einmal von mir. Das sollte man bei weitgehenden Schlußfolgerungen bedenken. In Wirklichkeit sind die Verhältnisse viel komplizierter. Es gibt nur wenige Lautäußerungen, die in einer Situation allein vorkommen. Kombiniert mit anderen Lauten kann die Bedeutung ganz anders sein. So können die Alarmrufe der Kohlmeise gegenüber Boden- und ruhenden Flugfeinden mit verschiedenen anderen Lauten eingeleitet werden. Sie treten auf, wenn die Kohlmeisen nicht ans gewohnte Futter gelangen können, einen Artgenossen vom Futter vertreiben, ein Partner nicht zum anderen kommen kann, und bei Kämpfen zur Paarungszeit. In jedem der vier angeführten Fälle ist die Vorsilbe verschieden (GOMPERTZ 1961). Weiterhin gibt es Übergänge zwischen vielen Lauten (CURIO 1959), und sogar zwischen Lauten und Gesang, die verschiedene Erregungszustände, Änderungen der Motivation oder/und stammesgeschichtliche Verwandtschaft anzeigen mögen. Wenn ein Vogel ruft, wissen wir von

vornherein nicht, ob andere Vögel daraus die Situation erkennen und dementsprechend zweckmäßig handeln werden. Die Aufzählung der Situationen allein wird Zweifel an der daraus erschlossenen Funktion übriglassen. Diese Zweifel zu beseitigen, kann nur der Versuch helfen, und gerade hier ist für den Amateur mit Tonbandgerät ein weites, noch wenig beachtetes Betätigungsfeld. Die Ergebnisse werden nicht immer so „sensationell“ wie die von VINCE und TSCHANZ sein; sie sind aber notwendig, um eine solide Wissensgrundlage zu schaffen. Eingehende Bestandsaufnahmen aller Stimmen einer Art sind in mustergültiger Weise auch von Amateuren zusammengetragen worden (z. B. von GOMPertz über die Kohlmeise und von BAEUMER über das Haushuhn). Um mit dem Stimmschatz einer Art ganz vertraut zu werden, bedarf es eines jahrelangen Umgangs mit wildlebenden und/oder handaufgezogenen Individuen. Beide Methoden zusammen geben die beste Aussicht, das ganze Stimminventar zu erfassen und richtig einzuordnen. Die Bedeutung der Lautäußerungen im Vergleich zu optischen Signalen ist meistens mit Tonbandstimmen zu ermitteln. Man wird damit brauchbare Resultate aber nur erhalten, wenn man die Vögel in der richtigen Stimmung prüft (vgl. CURIO 1963). In vielen Fällen werden hierauf aufbauende Untersuchungen nur in Verbindung mit Klangspektrogrammen möglich sein und damit einen dem Amateur meist verschlossenen Aufwand erfordern. Von einigen Arten gibt es Arbeiten mit Klangspektrogrammen von fast allen Stimmen, ohne daß man sich über deren intra- und interindividuelle Variation ein Bild machen kann. Das mindert die Verwendbarkeit dieser Arbeiten sehr.

Unser gegenwärtiger Wissensstand über die Funktion der Vogelstimmen läßt sich folgendermaßen formulieren: Wir haben insgesamt einen groben Überblick und einige wenige gut analysierte Teilaspekte. Die Hauptarbeit liegt noch vor uns.

V. Definition von Gesang und Laut (= Ruf)

Beide Lautäußerungen nach der Funktion klar zu definieren, ist nicht möglich. Die nachgewiesenen und angenommenen Funktionen des Gesanges (Revierverteidigung, ♀♀-Anlocken, Paarzusammenhalt, Stimulation und Synchronisation) kommen wahrscheinlich auch bei Lauten vor. Möglicherweise fehlt den Rufen aber die mehrfache Funktion dieser Kombination. Eine weitere Abgrenzung ergibt sich aus der Beschränkung des Gesanges auf die Zeit, in der die Gonaden aktiv sind, und aus der Abhängigkeit von dem Sexualhormon Testosteron. Zur Definition des Gesanges muß man auch dessen komplizierten Aufbau heranziehen. Man sollte aber dennoch einfache, wie Laute klingende Stimmen Gesang nennen, wenn der Art kompliziertere Lautäußerungen mit entsprechender Funktion fehlen. Eine Beschränkung der Bezeichnung Gesang auf die Singvögel ist biologisch gesehen undiskutabel.

Im allgemeinen wird die Einteilung in Gesang und Laute trotz der zugegebenermaßen unbefriedigenden Definition nicht schwierig sein. Grenzfälle sollten nicht dazu verleiten, eine neue Terminologie zu schaffen, die der Verständigung eher abträglich als förderlich wäre. Ob die jetzigen Bezeichnungen auch in Zukunft zweckmäßig sein werden, wird sich nach dem zu erwartenden schnellen Wissenszuwachs bald zeigen.

VI. Vorschläge zu einer Bestandsaufnahme der Stimmen

Wer sich mit dem Verhalten einer Vogelart beschäftigt, wird nicht umhin können, ihr Stimminventar zu analysieren. Dazu ist als erster Schritt eine Beschreibung des Gesanges und der Laute erforderlich. Nach einer qualitativen Zuordnung der Stimmen zu verschiedenen Situationen wird überall dort eine quantitative Analyse notwendig, wo gleiche Lautäußerungen in unterschiedlichen Situationen auftreten. Auf diese Weise kann man z. B. herausfinden, welcher Stimmfühlungsruf am häufigsten mit

der Zeit kurz vor dem Abfliegen, des Abfluges, des Fluges, vor dem Landen und beim Landen verknüpft ist. Mit Tonbandaufnahmen sollte man die Reaktion der Vögel auf die einzelnen Stimmen prüfen.

Bisher hat man in folgenden Situationen, bei folgenden Verhaltensweisen und Stimmungen besondere Laute festgestellt.

a) *Aggressives Verhalten gegenüber Artgenossen und Artfremden*. 1. Drohen, 2. Angriff, 3. Abwehr (als Einschüchterung oder Beschwichtigung), 4. Schmerz (dieser Laut kann anders als der Angstschrei sein).

b) *Räuber in der Nähe*: 1. Artgenossen in der Gewalt des Räubers (Laute vom Gegriffenen und von Artgenossen; kann mit Schmerzlaut identisch sein), 2. Bodenfeind, 3. ruhender Luftfeind, 4. „harmloser“ fliegender Flugfeind, 5. jagender Flugfeind, 6. Verleiten (nur am Nest), 7. Brutschmarotzer in Nestnähe (?).

c) *Friedliches Verhalten zwischen Paarpartnern*: 1. ♂ ist unbeweibt (kein Partner zu sehen), 2. Stimmföhlung (Partner zu sehen, Partner nicht zu sehen), 3. Zusammenrücken, 4. Partner treffen sich (Begrüßung), 5. Betteln, 6. Balz, 7. Nestzeigen, 8. Begattung, 9. Brutablösung, 10. Futterübergabe.

d) *Friedliches Verhalten im Schwarm*: 1. Vor dem Abflug, 2. beim Abflug, 3. während des Fluges, 4. vor dem Landen, 5. auf dem Zuge (tags, nachts), 6. Entdeckung einer Futterquelle.

e) *Junge untereinander und gegenüber Eltern*: 1. Junge im Ei (Synchronisation des Schlüpfens), 2. Hunger (Betteln), 3. Verlassensein, Kälte, Schmerz (Weinen), 4. Kontakthalten beim Umherstreifen, 5. Standortzeigen von Nest- (nach dem Ausfliegen) und Platzhockern.

f) *Eltern gegenüber Jungen*: 1. Füttern, 2. mit Futter locken, 3. Föhren (an sichere oder nahrungsreiche Plätze, aus der Gefahrenzone), 4. Hudern.

g) *Föhren eines Artfremden zu einer Futterquelle*.

Stimmkataloge, die alle hier angeführten Möglichkeiten berücksichtigen, sind selten. Wie viele wir brauchen, bis dieses Feld erschöpft ist, läßt sich schwer abschätzen. Sicher wissen wir nur, daß sie die Grundlage für Detailanalysen und Versuche sind, wie es LORENZ und TINBERGEN für Verhalten allgemein immer wieder betont haben. Stimm-Ethogramme können aber auch dem Analytiker helfen, seine Spezialbefunde richtig zu deuten.

VII. Literatur

- Altum, B. (1868): Der Vogel und sein Leben. Münster. • Armstrong, E. A. (1955): The wren. London. • Ders. (1963): A study of bird song. Oxford Univ. Press, New York, Toronto. • Ders. (1965): Bird display and behaviour. 3. Aufl., New York. • Baumer, E. (1955): Lebensart des Haushuhns. Z. Tierpsych. 12, S. 387–401. • Ders. (1962): Lebensart des Haushuhns. 3. Teil – über seine Laute und allgemeine Ergänzungen. Z. Tierpsych. 19, S. 394 bis 416. • Bendorf, H. (1968): Beiträge zum Verhalten des Zwergtauchers (*Podiceps ruficollis*). Vogelwelt, Beiheft 1, S. 7–61. • Bauer, K. M., und U. N. Glutz von Blotzheim (1966): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 1, Frankfurt. • Dies. (1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 2, Frankfurt. • Dies. (1969): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 3, Frankfurt. • Berck, K. H. (1961): Beiträge zur Ethologie des Feldsperlings (*Passer montanus*) und deren Beziehung zum Haussperling (*Passer domesticus*). Vogelwelt 82, S. 129 bis 173, 83, S. 8–26. • Bergman, G. (1958): Auslösung von Übersprungenschlafen sowie Ermüdung der akustisch ausgelösten Revierverteidigung durch Magnetophonwiedergabe der Aggressionslaute beim Steinwäzler (*Arenaria interpres*). Ornithologica 35, S. 151–154. • Ders. (1964): Zum Problem der gemischten Kolonien: Tonband- und Dressurversuche mit Limikolen und Anatiden. Ornithologica 41, S. 1–13. • Bezzel, E. (1961): Über Mischgelege bei Enten. Vogelwelt 82, S. 97–101. • Blase, B. (1960): Die Lautäußerungen des Neuntöters (*Lanius c. collurio* L.), Freilandbeobachtungen und Kaspar-Hauser-Versuche. Z. Tierpsych. 17, S. 293–344. • Blum e, D. (1959): Weitere Verhaltensstudien an Schwarzspechten (*Dryocopus martius*). Vogelwelt 80, S. 129–142. • Ders. (1961): Über die Lebensweise einiger Spechtarten (*Dendrocopus major*, *Picus viridis*, *Dryocopus martius*). J. Orn. 102, Sonderheft. •

Blume, D., & G. Jung (1958): Über die instrumentalen Lautäußerungen bei Schwarzspecht, Grünspecht, Grauspecht und Buntspecht. *Vogelring* 27, S. 65–74. • Boyd, H., und E. Fabricius (1965): Observations on the incidence of following of visual and auditory stimuli in naive Mallard ducklings (*Anas platyrhynchos*). *Behaviour* 25, S. 1–15. • Bremond, J. C. (1963): Acoustic behaviour of birds. In: *Acoustic behaviour of animals*, S. 709 bis 750. • Brockway, Barbara F. (1962): The effects of nest-entrance positions and male vocalizations on reproduction in Budgerigars. *Living bird* 1, S. 93–101. • Dies. (1964): Social influences on reproductive physiology and ethology of Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Animal Behaviour* 12, S. 493–501. • Dies. (1965): Stimulation of ovarian development and egg laying by male courtship vocalization in Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Animal Behaviour* 13, S. 575–578. • Collias, N. E. (1960): An ecological and functional classification of animal sounds. In: *Animal sounds and communication*. Nr. 7. American institute of biological sciences. Washington. • Ders. (1963): A spectrographic analysis of the vocal repertoire of the African Village Weaverbird. *Condor* 65, S. 517–527. • Collias, N. E., and E. C. Collias (1956): Some mechanisms of family integration in ducks. *Auk* 73, S. 378–400. — Collias, N. E., and M. Joos (1953): The spectrographic analysis of sound signals of the domestic fowl. *Behaviour* 5, S. 175–188. • Conrad, K., und A. Herrmann (1963): Beobachtungen beim Grauspecht (*Picus canus* Gmelin) in der Brutzeit. *J. Orn.* 104, S. 205–248. • Craig, W. (1908): The voices of pigeons regarded as a means of social control. *Amer. J. Sociol.* 14, S. 66–100. • Ders. (1913): The stimulation and the inhibition of ovulation in birds and mammals. *J. anim. behav.* 3, S. 215–221. • Crook, J. H. (1960): Studies in the social behaviour of *Quelea quelea* (Linn.) in French West Africa. *Behaviour* 16, S. 1–55. • Curio, E. (1959): Verhaltensstudien am Trauerschnäpper. *Z. Tierpsych.*, Beiheft 3. • Ders. (1963): Probleme des Feinderkennens bei Vögeln. *Proc. XIII intern. ornith. congr.* 1963, S. 206–239. • Davis, J. (1958): Singing behaviour and the gonad cycle of the Rufous-sided Towhee. *Condor* 60, S. 308–336. • Deckert, G. (1962): Zur Ethologie des Feldsperlings (*Passer m. montanus* L.). *J. Orn.* 103, S. 428–486. • Delius, J. (1963): Das Verhalten der Feldlerche. *Z. Tierpsych.* 20, S. 297–348. • Diesselhorst, G. (1950): Erkennen des Geschlechts und Paarbildung bei der Goldammer (*Emberiza c. citrinella* L.). *Orn. Ber.* 3, S. 69–112. • Ders. (1968a): Ankunft des Weibchens, Paarbildung und Wahl der Nisthöhle beim Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus*). *J. Orn.* 109, S. 396–401. • Ders. (1968b): Struktur einer Brutpopulation von *Sylvia communis*. *Bonn. zool. Beitr.* 19, S. 307 bis 321. • Dilger, W. C. (1960): The comparative ethology of the African genus *Agapornis*. *Z. Tierpsych.* 17, S. 649–685. • Driver, P. M. (1962): Parent/young relationships in the ontogeny of ducklings. *Animal behaviour* 10, S. 388–289. • Ders. (1965): „Clickling“ in the egg-yong of nidifugous birds. *Nature* 206, S. 315. • Ders. (1967): Notes on the clickling of avian egg-yong, with comments on its mechanism and function. *Ibis* 109, S. 434 bis 437. • Drost, R. (1963): Zur Frage der Bedeutung nächtlicher Zugrufe. *Vogelwarte* 22, S. 23–26. • Fabricius, E. (1951): Some experiments on imprinting phenomena in ducks. *Proc. Xth intern. congr.* 1950, S. 375–379. • Falls, J. B. (1969): Functions of territorial song in the White-throated Sparrow. In: *Hinde: Bird vocalizations*. Cambridge. • Ficken, R. W., A. van Tienhoven, M. S. Ficken, and F. C. Sibley (1960): Effect of visual and vocal stimuli on breeding in the Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Animal Behaviour* 8, S. 104–106. • Fischer, Helga (1965): Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*). *Z. Tierpsych.* 22, 247–304. • Friedmann, H. (1955): The honey-guides. *U.S. Nat. Mus. Smithsn. Inst. Bull.* 208. Washington, D. C. • Frings, H., M. Frings, B. Cox and L. Peissner (1955 a): Recorded calls of herring gulls (*Larus argentatus*) as repellents and attractants. *Science* 121, 3140, S. 340–341. • Dies. (1955b): Auditory and visual mechanisms in food-finding behaviour of the herring gull. *Wilson Bull.* 67, S. 155–170. • Frings, H., and J. Jumber (1954): Preliminary studies in the use of a specific sound to repel starlings (*Sturnus vulgaris*) from objectionable roosts. *Science* 119, S. 318–319. • Frisch, O. v. (1956): Zur Brutbiologie und Jugendentwicklung des Brachvogels (*Numenius arquata* L.). *Z. Tierpsych.* 13, S. 50–81. • Ders. (1958): Die Bedeutung des elterlichen Warnrufes für Brachvogel- und Limikolenküken. *Z. Tierpsych.* 15, S. 381–382. • Ders. (1961): Zur Jugendentwicklung und Ethologie des Stelzenläufers (*Himantopus himantopus*) und der Brachschwalbe (*Glareola pratincola*). *Z. Tierpsych.* 18, S. 67–70. • Ders. (1966a): Herzfrequenzänderung bei Druckreaktionen junger Nestflüchter. *Z. Tierpsych.* 23, S. 497–500. • Ders. (1966b): Versuche über die Herzfrequenzänderung von Jungvögeln bei Fütterungs- und Schreckreizen. *Z. Tierpsych.* 23, S. 52–55. • Gersdorf, E. (1966): Beobachtungen über das Verhalten von Vogelschwärmen. *Z. Tierpsych.* 23, S. 37–43. • Goethe, F. (1937): Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* Pontopp) auf der Vogelinsel Memmertstrand. *J. Orn.* 85, S. 1–119. • Ders. (1953a): Experimentelle Brutbeendigung und andere brutethologische Beobachtungen bei Silbermöwen (*Larus a. argentatus* Pontopp). *J. Orn.* 94, S. 160 bis 174. • Ders. (1953b): Soziale Hierarchie im Aufzuchtschwarm der Silbermöwen. *Z. Tierpsych.* 10, 44–50. • Ders. (1955): Beobachtungen bei der Aufzucht junger Silbermöwen. *Z.*

- Tierpsych. 12, S. 402–433. • Gompertz, T. (1961): The vocabulary of the Great Tit. Brit. Birds 54, S. 369–418. • Dies. (1967): The his-display of the Great Tit (*Parus major*). Vogelwelt 88, S. 165–169. • Goodwin, D. (1952): A comparative study of the voice and some aspects of behaviour in two old-world jays. Behaviour 4, S. 293–316. • Ders. (1953): The reactions of some nesting passerines towards live and stuffed jays. Brit. Birds 46, S. 193 bis 200. • Ders. (1967): Pigeons and doves of the world. Trustees of the British Museum (Natural History). • Gottlieb, G. (1963): Following-response imitation in ducklings: age and sensory stimulation. Science 140, S. 399–400. • Gwinner, E. (1961): Beobachtungen über die Aufzucht und Jugendentwicklung des Weidenlaubsängers (*Phylloscopus collybita*). J. Orn. 102, S. 1–23. • Ders. (1964): Untersuchungen über das Ausdrucks- und Sozialverhalten des Kolkrahen (*Corvus corax corax* L.). Z. Tierpsych. 21, S. 657–748. • Ders. (1966): Entrainment of a circadian rhythm in birds by species-specific song cycles (Aves, Fringillidae, *Carduelis spinus*, *Serinus serinus*). Experientia 22, S. 765. • Gwinner, E., & J. Kneutgen (1962): Über die biologische Bedeutung der „zweckdienlichen“ Anwendung erlernter Laute bei Vögeln. Z. Tierpsych. 19, S. 692–696. • Hartman, L. v. (1953): Was reizt den Trauerfliegenschnäpper (*Muscicapa hypoleuca*) zu füttern? Vogelwarte 16, S. 157–164. • Ders. (1956): Territory in the pied flycatcher, *Muscicapa hypoleuca*. Ibis 98, S. 460–475. • Hall, M. F. (1962): Evolutionary aspects of estrildid song. Symp. Zool. Soc. London Nr. 8, S. 37–55. • Hamilton III, W. J. (1962): Evidence concerning the function of nocturnal call notes of migratory birds. Condor 64, S. 390–401. • Harrison, C. J. O. (1962): Solitary song and its inhibition in Some Estrildidae. J. Orn. 103, S. 369–379. • Heckenlively, D. B. (1967): Role of song in territoriality of Black-throated Sparrows. Condor 69, S. 429–430. • Heinroth, O. (1910): Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh. V. Intern. Ornith. Kongr. Berlin, S. 589–702. • Ders. (1924): Lautäußerungen der Vögel. J. Orn. 72, S. 223–244. • Ders. (1938): Aus dem Leben der Vögel. Leipzig. • Heinroth, O. und K. (1948): Verhaltensweisen der Felsentaube (Haustaube) *Columba livia livia* L. Z. Tierpsych. 6, S. 153–201. • Heinroth, O. und M. (1928): Die Vögel Mitteleuropas. Bermühler, Berlin. • Hoogerheide, C. (1950): De Eidereenden op Vlieland. Ardea 37, S. 139–161. • Hutchinson, R. E., J. G. Stevenson and W. H. Thorpe (1968): The basis for individual recognition by voice in the Sandwich Tern (*Sterna sandvicensis*). Behaviour 32, S. 150–157. • Immelmann, K. (1959): Experimentelle Untersuchungen über die biologische Bedeutung artspezifischer Merkmale beim Zebrafinken (*Taeniopygia castanotis* Gould). Zool. Jahrb. Syst. 86, S. 437–592. • Ders. (1961): Beiträge zur Biologie und Ethologie australischer Honigfresser (Meliphagidae). J. Orn. 102, S. 164–207. • Ders. (1962): Beiträge zu einer vergleichenden Biologie australischer Prachtfinken (Spermestidae). Zool. Jahrb. Syst. 90, S. 1–196. • Ders. (1965): Die ornithologischen Arbeiten Valentin Haeckers, Teil I. Zool. Anz. 174, S. 53–74. • Ders. (1966): Beobachtungen an Schwalbenstaren. J. Orn. 107, S. 37–69. • Ders. (1967): Zur ontogenetischen Gesangsentwicklung bei Prachtfinken. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Göttingen 1966, Zool. Anz. 30, Suppl., S. 320–332. • Ders. (1968): Zur biologischen Bedeutung des Estrildidengesanges. J. Orn. 109, S. 284–299. • Ivor, H. R. (1944): Bird study and some semi-captive birds: the Rose-breasted Grosbeak. Wilson Bull. 56, S. 91–104. • Kaufman, I. C., and R. A. Hinde (1961): Factors influencing distress calling in chicks with special reference to temperature changes and social isolation. Animal Behaviour 9, S. 197–204. • Kear, Janet (1968): The calls of very young Anatidae. Vogelwelt, Beiheft 1, S. 93–113. • Klopfer, P. H. (1959): The development of sound-signal preferences in ducks. Wilson Bull. 71, S. 262–266. • Klopfer, P. H., and G. Gottlieb (1962a): Imprinting and behavioral polymorphism: Auditory and visual imprinting in Domestic Ducks (*Anas platyrhynchos*) and the involvement of the critical period. J. comp. physiol. psychol. 55, S. 126–130. • Dies. (1962b): Learning ability and behavioral polymorphism within individual clutches of wild ducklings (*Anas platyrhynchos*). Z. Tierpsych. 19, S. 183–190. — Kluijver, H. N., T. Ligtoet, C. van den Ouwelant und F. Zegward (1940): De levenswijze van der Winterkoning. Limosa 13, S. 1–51. • Knecht, Sigrid, und U. Scheer (1968): Lautäußerungen und Verhalten des Azoren-Buchfinken (*Fringilla coelebs moreletti* Pucheran). Z. Tierpsych. 25, S. 155–169. • König, C. (1968): Lautäußerungen von Rauhfußkauz (*Aegolius funereus*) und Sperlingskauz (*Glaucidium passerinum*). Vogelwelt, Beiheft 1, S. 115–138. • Koenig, Lilli (1951): Beiträge zu einem Aktionssystem des Bienenfressers (*Merops apiaster* L.). Z. Tierpsych. 8, S. 169–210. • Dies. (1953): Beobachtungen am afrikanischen Blauwangenspint (*Merops superciliosus chrysocercus*) in freier Wildbahn und Gefangenschaft, mit Vergleichen zum Bienenfresser (*Merops apiaster* L.). Z. Tierpsych. 53, S. 180–204. • Köpcke, G. (1969): Sperebereule (*Surnia ulula*) „beruhigt“ schimpfende Kleinvögel. Vogelwelt 90, S. 70–71. • Koskimiä, J. (1957): Verhalten und Ökologie der Jungen und der jungenerführenden Weibchen der Saente. Ann. Zool. Soc. „Vanamo“ 18, Nr. 9, S. 1–69. • Kramer, G. (1941): Beobachtungen über das Verhalten der Aaskrähe (*Corvus corone*) zu Freund und Feind. J. Orn. Ergänzungsband 3, S. 105–131. • Kuhk, R. (1953): Lautäußerungen und jahreszeitliche Ge-

sangstätigkeit des Rauhußkauzes, *Aegolius funereus* (L.). J. Orn. 94, S. 83–93. • Ders. (1969): Schlüpfen und Entwicklung der Nestjungen beim Rauhußkauz (*Aegolius funereus*). Bonn. zool. Beitr. 20, S. 145–150. • Kunkel, P. (1959): Zum Verhalten einiger Prachtfinken (Estrildinae). Z. Tierpsych. 16, S. 302–350. • Ders. (1962): Bewegungsformen, Sozialverhalten, Balz und Nestbau des Gangesbrillenvogels (*Zosterops palpebrosa* Temm.). Z. Tierpsych. 19, S. 559–576. • Lack, D. (1939): The behaviour of the Robin. I. The life history with special reference to aggressive behaviour, sexual behaviour and territory. II. A partial analysis of aggressive and recognitional behaviour. Proc. Zool. Soc. London, A, 109, S. 169–178. • Laven, H. (1940): Beiträge zur Biologie des Sandregenpfeifers (*Charadrius hiaticula* L.). J. Orn. 88, S. 183–287. • Lind, H. (1963): The reproductive behaviour of the Gull-billed Tern, *Sterna nilotica* Gmelin. Medd. Dansk naturh. Foren. 125, S. 407–448. • Löhrl, H. (1950 a): Zum Verhalten einiger Singvögel vor und nach dem Flüggewerden. Vogelwarte 15, S. 213–219. • Ders. (1950 b): Zum Verhalten der Rabenkrähe (*Corvus c. corone*) gegenüber dem Habicht. Z. Tierpsych. 7, S. 130–133. • Ders. (1958): Das Verhalten des Kleibers (*Sitta europaea caesia* Wolf). Z. Tierpsych. 15, S. 191–252. • Ders. (1964): Verhaltensmerkmale der Gattungen *Parus* (Meisen), *Aegithalos* (Schwanzmeisen), *Sitta* (Kleiber), *Tichodroma* (Mauerläufer) und *Certhia* (Baumläufer). J. Orn. 105, S. 153–181. • Lorenz, K. (1931): Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. J. Orn. 79, S. 67–127. • Ders. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. Orn. 83, S. 137–213, 289–413. • Lott, D., Susan D. Scholz, and D. S. Lehman (1967): Exteroceptive stimulation of the reproductive system of the female Ring Dove (*Streptopelia risoria*) by the mate and by the colony milieu. Animal Behaviour 15, S. 433–537. • Maclean, G. L. (1968): Field studies on the Sandgrouse of the Kalahari Desert. Living bird 7, S. 209–235. • Marler, P. (1956 a): Behaviour of the Chaffinch *Fringilla coelebs*. Behaviour Suppl. 5. • Ders. (1956 b): The voice of the Chaffinch and its functions as a language. Ibis 98, S. 231–261. • Ders. (1956 c): Über die Eigenschaften einiger tierlicher Rufe. J. Orn. 97, S. 220–227. • Ders. (1957): Specific distinctiveness in the communication signals of birds. Behaviour 11, S. 13–39. • Marler, P. & M. Tamura (1964): Culturally transmitted patterns of vocal behaviour in Sparrows. Science 146, S. 1483 bis 1486. • Marshall, J. T. (1960): Interrelations of Abert and Brown Towhees. Condor 62, S. 49–64. • Messmer, E. & I. (1956): Die Entwicklung der Lautäußerungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel (*Turdus merula merula* L.) unter natürlichen Bedingungen und nach Einzelaufenthalt in schalldichten Räumen. Z. Tierpsych. 13, S. 341–441. • Mohr, H. (1960): Zum Erkennen von Raubvögeln, insbesondere von Sperber und Baumfalke, durch Kleinvögel. Z. Tierpsych. 17, S. 686–699. • Montagu, G. (1802): Ornithological dictionary. London. • Morris, D. (1954): The reproductive behaviour of the Zebra Finch (*Poephila guttata*) with special reference to pseudofemale behaviour and displacement activities. Behaviour 6, S. 271–322. • Ders. (1958): The comparative ethology of Grassfinches (Erythrurae) and Mannikins (Amadinae). Proc. Zool. Soc. London 131, S. 389–439. • Mountfort, G. M. (1957): The Hawfinch. London. • Moynihan, M., and F. Hall (1954): Hostile, sexual and other social behaviour patterns of the Spice Finch (*Lonchura punctulata*) in captivity. Behaviour 7, S. 33–76. • Müller, D. (1961): Quantitative Luftfeind-Attrappenversuche bei Auer- und Birkhühnern (*Tetrao urogallus* L. und *Lyrurus tetrix* L.). Z. Naturf. 16, S. 551–553. • Nice, Margaret (1933): Zur Naturgeschichte der Singammer. J. Orn. 81, S. 552–595. • Dies. (1945): How many times does a Song Sparrow sing one song? Auk 62, S. 302. • Nicolai, J. (1956): Zur Brutbiologie und Ethologie des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula* L.). Z. Tierpsych. 13, S. 93–132. • Ders. (1959): Familientradition in der Gesangsentwicklung des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula* L.). J. Orn. 100, S. 39–46. • Ders. (1962): Anmerkung zu: C. J. O. Harrison (1962): Solitary song and its inhibition in some Estrildidae. J. Orn. 103, S. 373–375. • Ders. (1964): Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. Z. Tierpsych. 21, S. 129–204. • Niethammer, G. (1955): Jagd auf Vogelstimmen. J. Orn. 96, S. 115–118. • Nöhling, R. (1959): Über das Verhalten von *Regulus regulus* während der Wintermonate. J. Orn. 100, S. 252–253. • Olin, G. P. (1622): Uccelliera. Rom. • Oring, L. W. (1968): Vocalizations of the Green and Solitary Sandpipers. Wilson Bull. 80, S. 395–420. • Penney, R. L. (1962): Breeding behaviour influenced by vocal recognition of voices of the Adéli. Natural History 71, S. 16–25. • Perrins, Ch. (1968): The purpose of the high-intensity alarm call in small passerines. Ibis 110, S. 200–201. • Pickens, A. L. (1928): Auditory protective mimicry of the Chickadee. Auk 45, S. 302–304. • Podarneva, V. I., and A. S. Davidova (1967): Geographic variation in the song intensity of some passerines. Z. Zhurn. 46, S. 1412–1414 (russisch). • Poulsen, H. (1958): The calls of the Chaffinch (*Fringilla coelebs* L.) in Denmark. Dansk orn. Foren. Tidsskr. 52, S. 89–105. • Rittinghaus, H. (1962): Untersuchungen zur Biologie des Mornellregenpfeifers (*Endromias morinellus* L.) in Schwedisch Lappland. Z. Tierpsych. 19, S. 539–558. • Sauer, F. (1954): Die Entwicklung der Lautäußerungen vom Ei ab schalldicht gehaltener Dorngrasmücken (*Sylvia c. communis* Latham.). Z. Tierpsych. 11, S. 1–93. • Schleidt, W. M. (1961): Reaktion von Truthühnern auf fliegende Raubvögel

und Versuche zur Analyse ihres AAM's. Z. Tierpsych. 18, S. 534–560. • Schleidt, W. M., Margret Schleidt, und Monica Magg (1960): Störung der Mutter-Kind-Beziehung bei Truthühnern durch Gehörverlust. Behaviour 16, S. 254–260. • Schuster, S. (1965): Die Tafelente (*Aythya ferina*) als Brutvogel am Bodensee. Vogelwelt 86, S. 188–189. — Schutz, F. (1965): Sexuelle Prägung bei Anatiden. Z. Tierpsych. 22, S. 50–103. • Schuy, G., L. Tinbergen und N. Tinbergen (1936): Ethologische Beobachtungen am Baumfalken (*Falco s. subbuteo* L.). J. Orn. 84, S. 387–433. • Schwartzkopf, J. (1962): Vergleichende Physiologie des Gehörs und der Lautäußerungen. Fortschr. Zoologie 15, S. 214–336. • Simmons, K. E. L. (1955): The nature of predator-reactions of waders towards humans; with special reference to the role of the aggressive-, escape-, and broodingdrives. Behaviour 8, S. 130–173. • Smith, R. L. (1959): The songs of the Grasshopper Sparrow. Wilson Bull. 71, S. 141–152. • Smith, S. (1946): Willow-warbler using threat-display to artificially produced cuckoo-note. Brit. Birds 39, S. 118. • Stadler, H. (1932): Über Vogelrufe. Anz. Orn. Ges. Bay. 2, S. 169–212, S. 118. • Stokes, A. W. (1967): Behaviour of the Bobwhite, *Colinus virginianus*. Auk 84, S. 1–33. • Sudhaus, W. (1969): Am Brutplatz der Zwergammer (*Emberiza pusilla*) in Nordnorwegen. Vogelwelt 90, S. 53–59. • Sutherland, C. A. (1963): Notes on the behaviour of Common Nighthawks in Florida. Living Bird 2, S. 31–39. • Thielcke, G. (1964): Zur Phylogenese einiger Lautäußerungen der europäischen Baumläufer (*Certhia brachydactyla* Brehm und *Certhia familiaris* L.). Z. zool. Syst. Evolutionsf. 2, S. 383–413. • Ders. (1965): Gesangsgeographische Variation des Gartenbaumläufers (*Certhia brachydactyla*) im Hinblick auf das Artbildungsproblem. Z. Tierpsych. 22, S. 542–566. • Ders. (1968): Gemeinsames der Gattung *Parus*. Ein bioakustischer Beitrag zur Systematik. Vogelwelt, Beiheft 1, S. 147–164. • Ders. (1969): Geographic variation in bird vocalizations. In Hinde: Bird vocalizations. Aberdeen Univers. Press. • Thielcke, G. und H. (1964): Beobachtungen an Amseln (*Turdus merula*) und Singdrosseln (*T. philomelos*). Vogelwelt 85, S. 46–53. • Dies. (1970): Die sozialen Funktionen zweier Gesangsformen des Sonnenvogels (*Leiothrix lutea*). Z. Tierpsych. 27, S. 177–185. • Thorpe, W. H. (1958): The learning of song patterns by birds, with special reference of the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. Ibis 100, S. 535–570. • Ders. (1961): Bird song. Cambridge. • Ders. (1968): Perceptual basis for group organization in social vertebrates, especially birds. Nature 220, S. 124–128. • Tinbergen, N. (1939): The behaviour of the Snow Bunting in spring. Trans. Linn. Soc. N. Y. 5, S. 1–95. • Tinbergen, N., und D. J. Kuenen (1939): Über die auslösenden und richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln (*Turdus m. merula* L. und *T. e. ericetorum* Turton). Z. Tierpsych. 3, S. 37–60. • Tretzel, E. (1965): Über das Spotten der Singvögel, insbesondere ihre Fähigkeit zu spontaner Nachahmung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Kiel 1964. Zool. Anz. 28, Suppl., S. 556–565. • Tschanz, B. (1959): Zur Brutbiologie der Trottellumme (*Uria aalge aalge* Pont). Behaviour 14, S. 1–100. • Ders. (1968): Trottellummen. Z. Tierpsych., Beiheft 4. • Vaugien, L. (1951): Ponte induite chez la Perruche ondulée maintenue à l'obscurité et dans l'ambiance des volières. C. R. Acad. Sci. Paris 232, S. 1706–1708. • Verwey, J. (1930): Die Paarungsbiologie des Fischreiher. Zool. Jahrb., Physiol. 48, S. 1–120. • Vince, Margarete A. (1964): Social facilitation of hatching in the Bobwhite Quail. Anim. Behaviour 12, S. 531–534. • Dies. (1966 a): Potential stimulation produced by avian embryos. Anim. Behaviour 14, S. 34–40. • Dies. (1966 b): Artificial acceleration of hatching in Quail embryos. Anim. Behaviour 14, S. 389–394. • Dies. (1967): Wie synchronisieren Wachteljunge im Ei den Schlüpftermin. Umschau, S. 415–419. • Dies. (1968): Retardation as a factor in the synchronization of hatching. Anim. Behaviour 16, S. 332–335. • Dies. (1968): Effect of rate of stimulation on hatching time in Japanese Quail. Brit. Poultry Science 9, S. 87–91. • Ward, R. (1966): Regional variation in the song of the Carolina Chickadee. Living Bird 5, S. 127–150. • Weeden, Judith S., and J. B. Falls (1959): Differential responses of male Ovenbirds to recorded songs of neighbouring and more distant individuals. Auk 76, S. 343–351. • Weidmann, U. (1958): Verhaltensstudien an der Stockente (*Anas platyrhynchos* L.). II. Versuche zur Auslösung und Prägung der Nachfolge- und Anschlußreaktion. Z. Tierpsych. 15, S. 277–300. • Wendland, V. (1963): Fünfjährige Beobachtungen an einer Population des Waldkauzes (*Strix aluco*) im Berliner Grunewald. J. Orn. 104, S. 23–57. • Whiteman, C. O. (1919): The behaviour of pigeons. Ed. H. A. Carr. Washington. • Wittenberg, J. (1969): Über das Flügelahmstellen der Ringeltaube (*Columba palumbus*) am Nest. J. Orn. 110, S. 30–38.

VIII. Verzeichnis der Vogelnamen

Adeliepinguin: *Pygoscelis adeliae*
 Amsel: *Turdus merula*
 Auerhuhn: *Tetrao urogallus*
 Baumfalk: *Falco subbuteo*

Baumwachtel, Virginische: *Colinus virginianus*
 Bienenfresser: *Merops apiaster*
 Birkhuhn: *Lyrurus tetrix*
 Blauwangenspint: *Merops superciliosus*

Blutschnabelweber: <i>Quelea quelea</i>	Rötelammer: <i>Pipilo erythrophthalmus</i>
Brachschwalbe: <i>Glareola pratincola</i>	Rötelammer Aberts: <i>Pipilo aberti</i>
Brandgans: <i>Tadorna tadorna</i>	Rohrdommel, Große: <i>Botaurus stellaris</i>
Buchfink: <i>Fringilla coelebs</i>	Rosenbrustkernbeißer: <i>Pheucticus ludovicianus</i>
Buntspecht: <i>Dendrocopos major</i>	Rostgans: <i>Casarca ferruginea</i>
Dohle: <i>Corvus monedula</i>	Rotkehlchen: <i>Erithacus rubecula</i>
Dorngrasmücke: <i>Sylvia communis</i>	Rotschenkel: <i>Tringa tadicus</i>
Eichelhäher: <i>Garrulus glandarius</i>	Säbelschnäbler: <i>Recurvirostra avosetta</i>
Eiderente: <i>Somateria mollissima</i>	Samtente: <i>Melanitta fusca</i>
Fasan: <i>Phasianus colchicus</i>	Sandregenpfeifer: <i>Charadrius hiaticula</i>
Feldlerche: <i>Alauda arvensis</i>	Silbermöwe: <i>Larus argentatus</i>
Feldsperling: <i>Passer montanus</i>	Singammer: <i>Melospiza melodia</i>
Felsentaube: <i>Columba livia</i>	Singdrossel: <i>Turdus philomenus</i>
Flußseeschwalbe: <i>Sterna hirundo</i>	Schama: <i>Scyphus malabaricus</i>
Gangesbrillenvogel: <i>Zosterops palpebrosa</i>	Schneeammer: <i>Plectrophenax nivalis</i>
Gartenbaumläufer: <i>Certhia brachydactyla</i>	Schönbürcel: <i>Lagonosticta caerulescens</i>
Gartenrotschwanz: <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Schwanzmeise: <i>Aegithalos caudatus</i>
Gimpel: <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Schwarzkehlammerfink: <i>Amphispiza bilineata</i>
Girlitz: <i>Serinus serinus</i>	Spaltfußgans: <i>Anseranas semipalmata</i>
Goldammer: <i>Emberiza citrinella</i>	Sperber: <i>Accipiter nisus</i>
Goldfasan: <i>Chrysolophus pictus</i>	Sperlingskauz: <i>Glaucidium passerinum</i>
Grashüpferammerfink: <i>Ammodramus sava- narum</i>	Sperlingspapagei: <i>Psittacula cyanocephala</i>
Graugans: <i>Anser anser</i>	Spießente: <i>Anas acuta</i>
Graureiher: <i>Ardea cinerea</i>	Star: <i>Sturnus vulgaris</i>
Grauspecht: <i>Picus canus</i>	Steinwälder: <i>Arenaria interpres</i>
Großer Brachvogel: <i>Numenius arquata</i>	Stockente: <i>Anas platyrhynchos</i>
Großtrappe: <i>Otis tarda</i>	Sturmmöwe: <i>Larus canus</i>
Grünspecht: <i>Picus viridis</i>	Textorweber: <i>Textor cucullatus</i>
Halsbandschnäpper: <i>Ficedula albicollis</i>	Trauerschnäpper: <i>Ficedula hypoleuca</i>
Haushuhn: <i>Gallus gallus domesticus</i>	Trottellumme: <i>Uria aalge</i>
Hausperling: <i>Passer domesticus</i>	Truthuhn: <i>Meleagris gallopavo</i>
Heringsmöwe: <i>Larus fuscus</i>	Wachtel: <i>Coturnix coturnix</i>
Hühnergans: <i>Cereopsis novaehollandiae</i>	Waldbaumläufer: <i>Certhia familiaris</i>
Kanadagans: <i>Branta canadensis</i>	Waldkauz: <i>Strix aluco</i>
Kernbeißer: <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	Waldohreule: <i>Asio otus</i>
Kleiber: <i>Sitta europaea</i>	Waldwasserläufer: <i>Tringa ochropus</i>
Kohlmeise: <i>Parus major</i>	Wasseramsel: <i>Cinclus cinclus</i>
Kolkrabe: <i>Corvus corax</i>	Wasserläufer, Einsamer: <i>Tringa solitaria</i>
Krickente: <i>Anas crecca</i>	Weidenmeise, Carolina-: <i>Parus carolinensis</i>
Küstenseeschwalbe: <i>Sterna paradisaea</i>	Weißkehlammerfink: <i>Zonotrichia albicollis</i>
Lachseeschwalbe: <i>Gelochelidon nilotica</i>	Weißstorch: <i>Ciconia ciconia</i>
Lachtaube: <i>Streptopelia risoria</i>	Wellensittich: <i>Melospiza undulatus</i>
Löffelente: <i>Spatula clypeata</i>	Wiesenpieper: <i>Anthus pratensis</i>
Neuntöter: <i>Lanius collurio</i>	Wintergoldhähnchen: <i>Regulus regulus</i>
Ofenvogel: <i>Seiurus aurocapillus</i>	Zaunkönig: <i>Troglodytes troglodytes</i>
Pute siehe Truthuhn	Zebrafink: <i>Taeniopygia guttata</i>
Rabenkrähe: <i>Corvus corone corone</i>	Zeisig: <i>Carduelis spinus</i>
Reiherente: <i>Aythya fuligula</i>	Zilpzalp: <i>Phylloscopus collybita</i>
Reisstärkung: <i>Dolichonyx oryzivorus</i>	Zwergtaucher: <i>Podiceps ruficollis</i>

IX. Zusammenfassung

1. Der Gesang kann der Revierverteidigung dienen, Weibchen anlocken, das Paar zusammenhalten, Männchen zum Singen stimulieren und das Paar oder eine Gruppe synchronisieren. Für diese Funktionen gibt es viele Indizien, aber nur die stimulierende Wirkung ist eindeutig in Versuchen nachgewiesen. Wahrscheinlich übt der Gesang häufig mehrere Funktionen aus. Mitunter gibt es für verschiedene Funktionen verschiedene Gesangsformen.
2. Stimmführungsrufe zwischen Küken im Ei – in diesem Fall ein klickender Laut beim Atmen – führen bei manchen Arten zum gleichzeitigen Schlüpfen. Rufe im Ei und Rufe der Eltern beeinflussen einander wechselseitig. Trottellummen lernen schon im Ei Stimmen ihrer Eltern persönlich kennen. Die Laute eben geschlüpfter Küken sind für Truthennen zum Erkennen notwendig. Die Stimmführungsrufe von 90 Anatiden-Arten sind einander recht ähnlich.

3. Für den Zusammenhalt von Nestflüchter-Familien sind Rufe wichtig. Unklar ist, ob Weinen bei Kälte und bei Hunger von der Mutter auseinandergehalten werden kann. Ausgelogene Nesthocker geben ihren Standort mit bestimmten Kuten kund.
4. Viele Arten haben für den Paarzusammenhalt einen Ruf für Nah- und einen für Fernkontakt. Schwarmvögel können drei verschiedene Stimmfühlerufe haben. Manche dieser Rufe sind auf die Fortpflanzungszeit beschränkt, andere auf die übrige Zeit des Jahres. Nachtzieher, die tags einzeln leben und nachts in Schwärmen ziehen, können besondere Zugrufe haben. Diese Zugrufe bringen gekäfigte Artgenossen in große Zugruhe.
5. Auf Kontakt ruhende oder schlafende Arten verfügen über Zusammenrücklaute.
6. Prachtfinken der Gattung *Odontospiza* und Silbermöwen locken Artgenossen mit Rufen zu lohnenden Futterplätzen; der Honiganzeiger (*Indicator indicator*) führt Artfremde solange hin und her, bis sie auf Bienennester stoßen.
7. Eine Art hat bis zu vier Abwehrlaute gegen Artgenossen. Steinwälzer schlafen scheinbar ein, wenn sie Angriffslaute hören. Viele aggressive Laute werden sowohl intra- wie interspezifisch gebraucht. Zwergtaucher haben einen Demutsruf.
8. Paarinterne Laute sind zu hören bei Begegnungen, Brutablösungen, Futterübergabe, Locken mit Futter, Nestplatzzeigen, Transport von Nistmaterial, Nestbau, Balz, wenn das Männchen sein Weibchen füttert und bei der Begattung. Der gleiche Ruf kann in mehreren Situationen auftreten; häufig ist ein Laut aber nur an eine dieser Verhaltensweisen geknüpft. Eingehendere Untersuchungen hierzu fehlen fast ganz. „Balz“-Bettel-laute und Laute hungriger Junger sind einander oft ähnlich.
9. Neben anderen Anregungen ermuntern Nesthocker-Eltern ihre Jungen (und diese sich untereinander) mit Lauten zum Sperren. Nestflüchter-Eltern machen ihre Jungen mit Lauten auf Nahrung aufmerksam. Mehr Bettelrufe stimulieren die Eltern, mehr Futter herbeizubringen.
10. Höhlenbrüter erschrecken menschliche Feinde mit Zischen. Wieweit das auch gegen andere Nesträuber wirkt, ist zu untersuchen. Mit großem optischen und akustischen Aufwand locken Altvögel Feinde vom Nest fort. Die biologische Bedeutung der Angstschreie ist noch nicht geklärt. Sie lösen bei Erwachsenen Angriffe selbst gegen übermächtige Feinde aus.
11. Viele Jungvögel scheinen die arteigenen Alarmrufe und Angstschreie angeborenermaßen zu verstehen. Sie reagieren darauf sinnvoll. Weitere Versuche hierzu sind erwünscht. Manche Arten locken ihre Jungen aus der Gefahrenzone.
12. Altvögel zeigen Flug- und Bodenfeinde oft mit verschiedenen Rufen an; manche Arten unterscheiden offenbar noch feiner zwischen verschiedenen Situationen. Derselbe Ruf kann aber auch in vielen Situationen auftreten. Ruhende und fliegende Luftfeinde lösen oft ganz verschiedenes Verhalten und andere Rufe aus. Der biologische Sinn des Hassens ist unklar.
13. Manche Arten verhalten sich auch gegenüber manchen artfremden Alarmrufen sinnvoll.
14. Die Analyse der Funktion von Vogelstimmen ist schwierig. Jahrelange Untersuchungen sind dazu notwendig. Für sichere Angaben sind Versuche unerlässlich. Bisher gibt es nur einige gut analysierte Teilaspekte.
15. Gesang und Rufe lassen sich ganz oder teilweise aufgrund verschiedener Funktion auseinander halten. Gesang ist (immer?) an Testosteron gekoppelt. Häufig ist der Gesang komplizierter aufgebaut als Rufe. In manchen Fällen ist es schwer zu entscheiden, ob es sich um Gesang oder Rufe handelt. Eine Beschränkung des Ausdrucks Gesang auf die Singvögel ist undiskutabel.

X. Summary The social Functions of Bird Vocalizations

1. Song may serve to defend territory, attract females, keep the pair together, stimulate males to sing, and synchronise the behaviour of a pair or a group. There are many indications of these functions, but it is only the stimulating effect that is clearly demonstrated by experiments. In all probability the song frequently fulfils other functions. Occasionally there are different song forms for different functions.
2. Contact calls between chicks in the egg – in this case a clicking sound in the breathing – lead, in some species, to simultaneous hatching. Calls in the egg and calls by the parents have a reciprocal effect. Even in the egg, Guillemots learn to recognise their own parents. The calls of chicks just hatched are necessary for recognition by the Turkey hens. The contact calls of 90 Anatidae species are very similar to one another.
3. Calls are important for keeping together the families of nidifugous birds. It is not clear whether the mother can distinguish between cold and hunger cries. Fledged nidicolous birds can indicate their position by particular calls.
4. Many species, in the process of keeping the pair together, have one call for close contact

- and another for contact over greater distances. Flocking birds may have three different contact calls. Many of these calls are limited to the reproductive period; others are used throughout the year. Night migrants which are solitary by day and gather in flocks by night may have special movement calls. These movement calls stimulate a high degree of migratory restlessness in caged conspecifics.
5. Species which rest or sleep in close contact have assembly calls.
 6. Estrildine finches of the genus *Odontospiza*, and Herring Gulls, use calls to attract conspecifics to rewarding feeding places. — The Honey-guide (*Indicator indicator*) leads members of other species hither and thither until they meet bee-nests.
 7. A species has up to four calls against con-specifics. Turnstones fictitiously sleep if they hear attacking calls. Many aggressive calls are used both intra- and inter-specifically. The Little Grebe has a submissive call.
 8. Special calls between paired birds are heard in association with greeting, nest relief, transfer of food, enticing with food, demonstration of a nest site, transport of nest material, nest-building, courtship, when the male feeds his female, and in copulation. The same call can appear in several situations; frequently, however, a particular sound is linked with only one of these behaviour patterns. Detailed investigations into this are almost completely lacking. ‚Courtship‘-feeding calls and the calls of hungry young birds are often very similar.
 9. In addition to other stimuli, the parents of nidicolous birds stimulate their young, and the young stimulate each other to gape by calling. The parents of nidifugous birds make their young aware of food by calling. More feeding-calls stimulate the parents to bring more food.
 10. Hole-nesters frighten human enemies by hissing. How effectively this acts against other nest predators requires investigation. Adult birds attract enemies away from the nest with considerable visual and acoustic display. The biological significance of anxiety cries is not yet clear. In adults they trigger actual attacks against enemies that are too powerful.
 11. Many young birds seem to understand instinctively the specific alarm calls and anxiety cries. They react efficiently to them. Further research on this point is desirable. Some species call their young out of the danger zone.
 12. Adult birds frequently indicate overhead and ground predators with different calls. Many species often distinguish quite precisely between different situations. However, the same call can also be used in several situations. Air predators at rest and in flight often release very different behaviour and separate calls. The biological significance of mobbing is not clear.
 13. Some species also respond efficiently to the alarm calls of a number of other species.
 14. The analysis of the function of bird vocalisations is difficult. Years of investigation are required. Experiments are essential for accurate information. Up to the present there have been only a few wellanalysed studies of certain aspects.
 15. Songs and calls can be separated completely or partly on the grounds of their different function. Song is [always?] linked with the sexual hormone testosterone. Frequently song has a more complex structure than calls. In many cases it is difficult to distinguish whether a song or a call is involved. A limitation of the expression ‘song’ to the song-birds is out of the question.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gerhard Thielcke, 7761 Möggingen.

Die Blaufflügel-Ente (*Anas discors*) im nördlichen Südamerika nebst Beringungs-Ergebnissen aus Surinam

Von François Haverschmidt, Ommen, Niederlande

Im neuen „Handbuch der Vögel Mitteleuropas“ erwähnen BAUER & GLUTZ VON BLOTZHEIM (1968), daß die Blaufflügelente (*Anas discors*) häufig in den südlichen USA, in Mittelamerika und West-Indien überwintert, jedoch spärlicher im nördlichen Südamerika, und daß einzelne den Äquator überqueren und bis Brasilien, Ekuador und Nord-Chile gelangen. Dies könnte den falschen Eindruck erwecken, daß diese Ente als nicht zahlreicher Zuggast und Überwinterer im nördlichen Südamerika bezeichnet werden muß.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1970

Band/Volume: [25_1970](#)

Autor(en)/Author(s): Thielcke Gerhard

Artikel/Article: [Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen 204-229](#)