

DIE VOGELWARTE

BERICHTE AUS DEM ARBEITSGEBIET DER VOGELWARTEN

Fortsetzung von: DER VOGELZUG, Berichte über Vogelzugforschung und Vogelberingung

BAND 29

HEFT 1

JUNI 1977

Die Vogelwarte 29, 1977: 1—37

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,
Vogelwarte Radolfzell,
und dem Zoologischen Institut der Universität zu Köln,
1. Lehrstuhl

Geographische Variation des Gesanges von Winter- und Sommerringgoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*)

Von Peter H. Becker

Inhalt

1. Einführung	2
2. Material und Methoden	2
3. Geographische Variation des Sommerringgoldhähnchen-Gesanges	4
3.1. Variation der Elemente und Strophentypen	4
3.2. Diskussion der Gesangsvariation des Sommerringgoldhähnchens	7
4. Geographische Variation des Wintergoldhähnchen-Gesanges	10
4.1. Hauptteil der Wintergoldhähnchen-Strophe	10
4.1.1. Variation nach Gebieten	10
4.1.2. Hauptteil-Dialektmischsänger	13
4.2. Schlußteile der Wintergoldhähnchen-Strophe	15
4.2.1. Intrapopuläre Häufigkeit von Schlußteilen	15
4.2.2. Variation der Schlußteile	16
4.2.3. „Verwandschaft“ der Populationen im Schlußteil-Repertoire	17
4.2.4. Schlußteil — Dialektmischsänger	20
4.3. Dialektverbreitung	20
4.4. Intrapopuläre Variabilität der Wintergoldhähnchen-Populationen	21
5. Reaktion von Sommer- und Wintergoldhähnchen auf Gesangsvariationen	24
6. Kontrastbetonung oder Kontrastverlust beim Gesang der Zwillingssarten?	26
7. Erörterung	26
8. Zusammenfassung	32
9. Summary	32
10. Literatur	33
11. Anhang	35

*) Teil einer Dissertation an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität zu Köln.

1. Einführung

Geographische Gesangsvariation ist ein bei vielen Singvogelarten verbreitetes Phänomen. Die Aufgabe dieser Untersuchung besteht darin zu ergründen, inwieweit die Gesänge von Winter- und Sommergoldhähnchen (abgekürzt Wg und Sg) in Europa uniform ausgebildet sind oder geographisch variieren, welche Ursachen für mögliche Variationen verantwortlich sind und welche Bedeutung für die Arten diesen zukommt. Außerdem wird geprüft, ob die Gesänge im sympatrischen Areal der Zwillingarten kontrastbetont, in allopatrischen Gebieten kontrastärmer sind.

Aufgrund der engen Bindung von Wg und Sg an Koniferen wird ihr Vorkommen in Mittel- und Westeuropa durch das Vorhandensein von Nadelwäldern bestimmt. Nach PARSLOW(1973) nahm und nimmt der Bestand von Wg auf den Britischen Inseln mit den Koniferenpflanzungen zu: In diesem Jahrhundert wurden zum Beispiel die Hebriden und die Insel Scilly besiedelt, als dort die Nadelbäume groß genug waren. Während Nadelwaldungen im mittleren und südlichen Deutschland recht geschlossen verbreitet sind, trifft man im Westen Europas, in Norddeutschland und Dänemark nur spärliche Nadelwaldinseln an, die durch Anpflanzungen meist in den letzten 100 Jahren entstanden sein dürften. Auch auf der Iberischen Halbinsel kommen die für Goldhähnchen annehmbaren Biotope nur vereinzelt vor. Demzufolge sind Goldhähnchen-Populationen dieser Gebiete isoliert und in den Nadelwald-Ansiedlungen zudem „jungen“ Ursprungs. Dies könnte die Entstehung von geographischen Gesangsvariationen fördern, vor allem, wenn man eine Kolonisation durch Jungvögel und unterbrochene Gesangstradition in Betracht zieht (THIELCKE 1969a, 1970c, 1973b).

Das umfangreiche Material erfordert es, einige Diskussionsbemerkungen bereits in die Darlegung der Ergebnisse einzuschieben; eine zusammenfassende Erörterung folgt am Ende der Arbeit (S. 26).

Vielmals danken möchte ich Herrn Professor Dr. Dr. H. ENGLÄNDER, Herrn Dr. G. THIELCKE und Herrn Dr. H. LÖHRL für ihre Anregungen und Unterstützung. Meinen Eltern danke ich, daß sie mir für drei Reisen ihren Wagen überließen und meinen Brüdern Georg und Christoph sowie Herrn K. WÜSTENBERG für ihre Reisebegleitung und Hilfe. Herrn K. WÜSTENBERG verdanke ich außerdem die Anfertigung der Photographien. Herr Dr. H. ERN beriet mich freundlicherweise bei der Planung der Reisen nach Spanien. Herr Dr. G. THIELCKE überließ mir Tonbandaufnahmen. Für ihre Hilfe bei der Anfertigung der Abbildungen danke ich Frl. G. GöPFERT und Frl. D. RYSER, für die englische Zusammenfassung Herrn M. C. TREXLER. Allen Mitarbeitern des Max-Planck-Institutes und allen anderen, die mir irgendwie behilflich waren, möchte ich meinen Dank aussprechen. Das Land Nordrhein-Westfalen stellte Geldmittel für die Reisen zur Verfügung.

2. Material und Methoden

Aufnahmorte (s. Abb. 1):

Das Material für diese Untersuchung wurde bei mehreren Reisen in den Jahren 1973—1975 gesammelt: Norddeutschland, Dänemark, Südschweden: 1.—7. 6. 1974; Westdeutschland, Niederlande: 21.—29. 4. 1973; Süddeutschland: 26. 4. und 2. 5. 1974; Belgien, Nordfrankreich: 16.—20. 4. 1974; Spanien, Marokko: 16.—3.—11. 4. 1974; Südfrankreich, Spanien: 2.—22. 4. 1975.

Die für die Untersuchung herangezogenen Tonbandaufnahmen vom Bodanrück-Gebiet in Süddeutschland (westlicher Bodensee) stammen aus den Jahren 1972—1974 (Sg) und 1972/1973 (Wg). Herr Dr. G. THIELCKE überließ mir Tonaufzeichnungen englischer Wg von 1971.

Neben Aufnahmorten im kontinuierlichen Verbreitungsraum wählte ich solche, die in isolierten Waldgebieten und im allopatrischen Areal von Wg und Sg liegen. Eine kurze Beschreibung der Aufnahmefelder ist Anhang I zu entnehmen.

Aufnahmegerät, Klangspektrograph:

Die Gesänge wurden mit den Tonbandgeräten Nagra III oder IV.2 der Firma Kudelsky, mit einem Grampian-Parabolreflektor (60 cm Durchmesser) und dem dazugehörigen dynamischen Mikrophon Typ DP 4/X bei einer Bandgeschwindigkeit von 19 cm/sec aufgenommen und mit dem Sonagraphen 6061 A (Filterbreite 300 Hz) von Kay-Electric spektrographiert. Einige Elementteile reichen über den Arbeitsbereich des Sonagraphen hinaus (8 kHz).

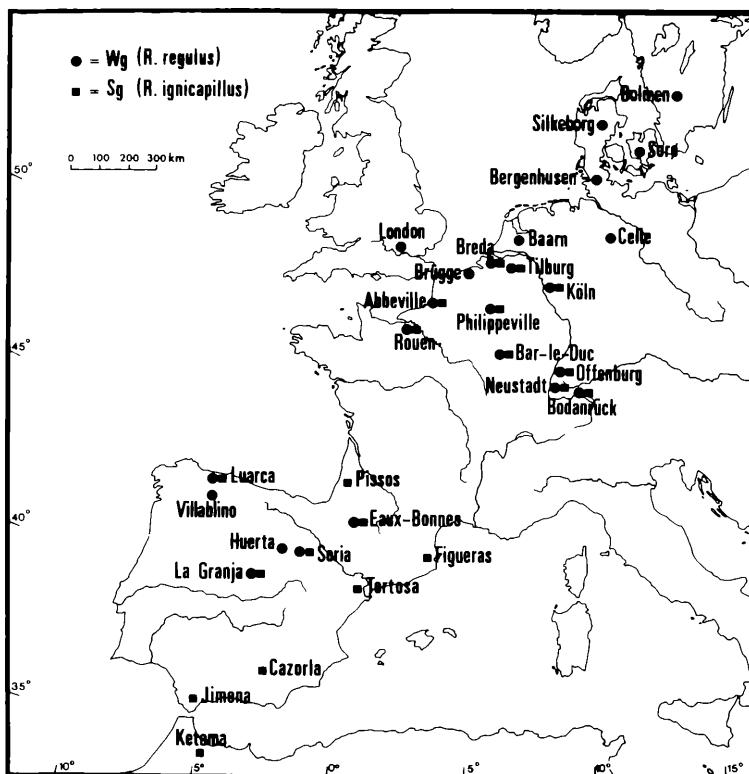


Abb. 1: Aufnahmorte.

AufnahmATERIAL:

Ich war bemüht, als Stichprobe in jedem Gebiet 5—8 ♂, von jedem Wg ca. 20 Strophen und von jedem Sg möglichst viele verschiedene Strophentypen zu erfassen. Die Zahl der aufgenommenen ♂ und Strophen je Population sind Anhang I zu entnehmen. Hier einige zusammenfassende Werte:

Wg: 161 ♂ aus 24 Populationen, ca. 3020 analysierte und 2380 spektrographierte Strophen (zum Teil wurden gleiche Strophentypen eines ♂ mit dem Gehör identifiziert und brauchten daher nicht mehrfach spektrographiert zu werden).

In einer Population kommen durchschnittlich 23,6 verschiedene Schlüssesteile vor; bei 6,7 aufgenommene ♂ / Population und 125 Strophen / Population (18,8 Strophen / ♂; 1 ♂ singt bis zu 18 verschiedene Schlüssesteile, meist jedoch weniger) dürfte das Schlüssesteil-Repertoire der Population in etwa erfaßt sein.

Sg: 150 ♂ aus 20 Populationen, ca. 2250 analysierte und 770 spektrographierte Strophen. Durchschnittlich 6,3 ♂ und ca. 97 Strophen / Population (ohne Bodanrück: 36 ♂).

Wenn die ♂ nicht sangen, wurden sie mit Tonbandgesang angelockt und zum Singen angeregt.

Auswertung:

Sg: Die verschiedenen Sg-Elemente werden mit Großbuchstaben, im Aufbau ähnliche Elemente mit dem gleichen Großbuchstaben und einem kleinen Buchstaben (oder Zahl) versehen. Damit wird nur die Ähnlichkeit in der Elementgestalt ausgedrückt, aber nichts gesagt über eventuelle Ursprungsgleichheit. Einige Elemente (z. B. Eg und Oc, Abb. 3 b—e, k) bestehen aus zwei Teilen, die aber auch verbunden sein können.

Wg: Die Untersuchung der geographischen Variation im Wg-Gesang geht nicht von Unterschieden in der Elementgestalt, sondern von solchen in der Syntax aus. Die verschiedenen Schlüssesteile werden mit Zahlen, ihr oft nur unterschiedlicher zweiter Teil mit Großbuchstaben gekennzeichnet, z. B. 12 und 12 B (Abb. 15) oder 18 L und 18 O (Abb. 17). Es treten auch Misch-Schlüssesteile auf, z. B. aus Schlüssesteil 5 und 12 (Abb. 15). Wenn in einem Schlüssesteil ein Element doppelt vorkommt oder fehlt (Abb. 15 und 16), oder wenn zusätzliche Elemente hinzukommen, so gilt dies als dialektartige Abwandlung des gleichen Schlüssesteils. Erst ein im Muster stark veränderter Schlüssesteil (z. B. (5 A)-Soria, Abb. 16) wird als eigenständiger Schlüssesteiltyp behandelt. Ein neuer Schlüssesteil ergibt sich außerdem, wenn zusätzlich Teile hinzutreten, z. B. die letzte Elementgruppe bei Schlüssesteil 12 B oder die Kombination der Schlüssesteile 5 und 12 (Abb. 15).

Klangattrappen-Versuche:

Die Methodik der Klangattrappen-Versuche wird bei BECKER (1976) ausführlich dargelegt. Hier sei daher nur das Wichtigste geschildert. Mit einer Bandschleife von 10 sec Dauer werden die ausgewählten Gesangsstrophien und Wg-Schlussteile 10 mal zu den fertigen Klangattrappen-Serien vervielfältigt (19 cm/s), die somit alle von gleicher Dauer sind.

Ein Versuch besteht im Vorspiel der zu prüfenden Klangattrappe (Versuchsserie) und der danach abgespielten Kontrollserie, die die arteigenen, populationstypischen Gesangsstrophien von Wg oder Sg umfasst. Die Serien ertönten in Goldhähnchen-Revieren aus dem Lautsprecher „Speaker Amplifier DH“ der Firma Kudelsky und wurden von den Tonbandgeräten Kudelsky Nagra IV. 2 oder III mit gleicher Lautstärke, die etwas über der natürlichen Lautstärke der Goldhähnchen-Gesänge lag, und vom gleichen Ort aus gespielt. Die Versuche wurden im westlichen Bodenseeraum in den Jahren 1974 und 1975 durchgeführt (Wg: 11. 3. bis 20. 6.; Sg: 3.—5. 5., 1. 7.) weitere auf den Reisen (S. 2).

Die Annäherung der ♂ an die Schallquelle zeigt, inwieweit eine Klangattrappe als „artspezifische“ Nachricht „verstanden“ wird oder nicht. Als positive Reaktion gilt, wenn sich ein ♂ in einem Umkreis von weniger als 10 m dem Lautsprecher nähert, als schwach positive Reaktion, wenn eine eindeutige Annäherung vorliegt, der Vogel aber weiter als 10 m von der Schallquelle entfernt bleibt. Nachdem sich die Versuchstiere wieder beruhigt und entfernt haben, erfolgt das Vorspiel der Kontrollserie (wenn keine Reaktion auf die Versuchsserie vorliegt, nach einer Minute). Die arteigenen Gesangstrophien, als Versuchs- und als Kontrollserie vorgespielt, hatten jeweils alle ♂ mit Annäherung beantwortet (BECKER 1976; Schlussteil: Fast alle ♂, s. Abb. 22).

Den Abbildungen sind die Klangattrappen (mit einer Zeit (0,5 s) — und Frequenz (7—8 kHz) — Markierung), die Zahl der getesteten ♂/Klangattrappe (n) und als Säulendiagramm die Reaktion auf die Klangattrappe in prozentualen Vergleich zur Kontrollreaktion zu entnehmen. Liegt auf die Versuchsserie hin eine Annäherung vor, aber das ♂ bleibt weiter als 10 m von der Schallquelle entfernt, erscheint der entsprechende Reaktionswert als weiße Säule. Außerdem sind folgende Wahrscheinlichkeiten angegeben (p: nur die Stellen hinter dem Komma): 1) wenn auf die Versuchsserie gesichert schlechter als auf die Kontrollserie reagiert wurde (Vorzeichentest, einseitig; WEBER 1967); 2) wenn zwei zu vergleichende Klangattrappen gesichert verschieden beantwortet wurden (Chiquadrat-Test, SACHS 1972; Abb. 21).

Erklärung von Ausdrücken:

Der Gesang der Goldhähnchen setzt sich aus Strophen zusammen, zwischen denen sich mehr oder weniger lange Pausen befinden. Die Strophen bestehen aus Elementen, die durch Elementabstände getrennt sind. Die Elementabstände sind wesentlich kürzer als die Pausen zwischen den Strophen. Ein Element ist gewöhnlich zeitlich nicht unterbrochen. Die Syntax ergibt sich aus der Elementfolge. Aufeinanderfolgende, gleichartige Elemente werden Phrase genannt; es gibt ein- und mehrphasige Strophen (Sg). Verschiedenartige Elemente können eine stereotype Elementgruppe bilden, die innerhalb der Strophe mehrfach wiederholt wird (Wg). Für Goldhähnchen-Gesänge verwende ich die Bezeichnung Dialekt gleichbedeutend mit geographische Gesangsvariation. Unter Dialekt versteht man eine Gesangsvariante, die für die Individuen eines bestimmten Gebietes (Population) spezifisch ist und sich vom Gesang anderer Regionen unterscheidet. Ein Gebiet, in dem mehrere Dialekte zu finden sind, wird Dialektmischgebiet, ein ♂, das mehrere Dialekte singt (auch in Mischstrophien), Dialektmischsänger genannt. Ein Fremddialektsänger singt einen anderen Dialekt als die ♂ der Population, in der er ansässig ist.

3. Geographische Variation des Sommerngoldhähnchen-Gesanges

Der Sg-Gesang ist innerhalb einer Population, wie für das Bodanrück-Gebiet bereits beschrieben (BECKER 1974), intra- und interindividuell recht variabel und bleibt in der Population über Jahre konstant. In der vorliegenden Untersuchung von 20 Sg-Populationen findet man das für den Bodenseeraum beschriebene Gesangsschema überall verwirklicht. Die Gesangsstrophe besteht aus 1—5, gelegentlich 6, zu Phrasen aneinandergereihten Elementen. Ein ♂ beherrscht bis zu 5 Strophentypen. Die durchschnittlich in den Populationen auftretende Elementanzahl beträgt 10,9 (7—17), die Zahl der Strophentypen 9,7 (4—15). Auch der Gesang des Sg aus Marokko, von van MARLE und VOOUS (1949) als Unterart *R. ignicapillus laenenii* beschrieben, weicht nicht vom europäischen Gesangsbild ab.

3.1. Variation der Elemente und Strophentypen

Mehrphasige Strophentypen. Zunächst seien die beiden in Mittel- und Westeuropa häufigsten Strophentypen betrachtet, die Strophen EFHCD (Abb. 2a) und AB (Cb) CD (Abb. 2b). Diese werden mit Ausnahme von Pissos (1 ♂) in allen Populationen von der Mehrzahl der ♂ gesungen. Wie man sieht, zeigen die Elemente im wesentlichen überall gleichartige Ausbildung. Veränderungen treten in der Strophe von Eaux-Bonnes auf: Element F ist zeitlich kürzer, Element C weist am Ende Frequenzmodulationen auf (Ce2). Im mitteleuro-

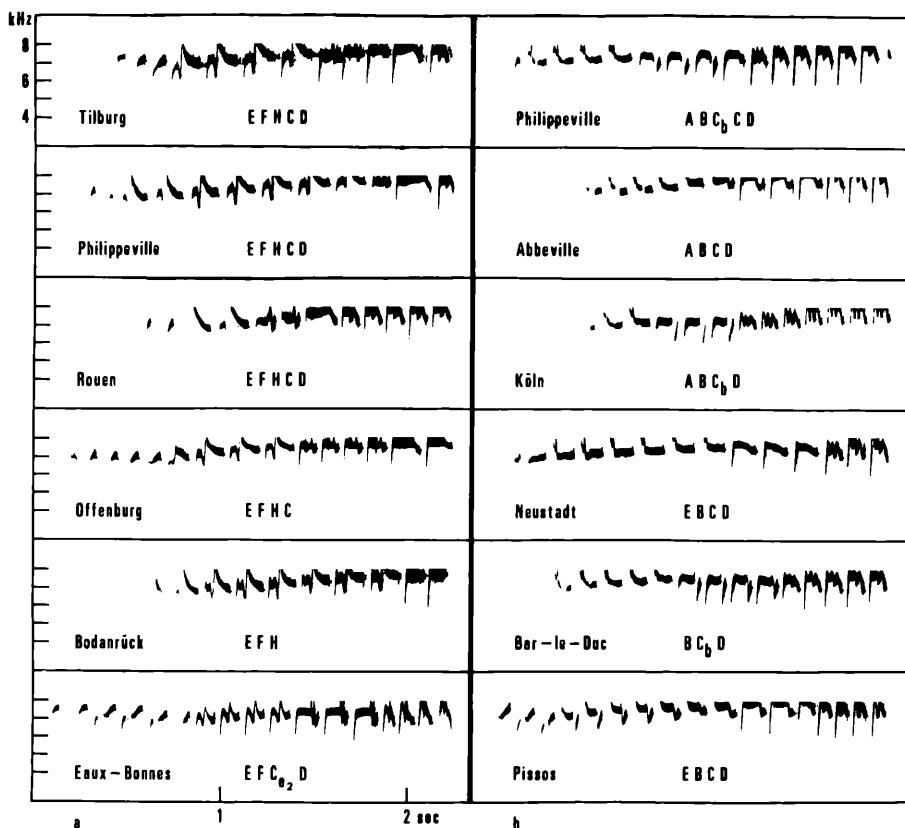


Abb. 2: Die Variation der in Mitteleuropa häufigsten mehrphasigen Sg-Strophentypen EFHCD (a) und AB(Cb)CD (b). Das Fehlen von einzelnen Elementen, z. B. in der Strophe EFH vom Bodanrück, kommt bei einzelnen ♂ aller Populationen vor.

päischen Raum findet sich die große Einheitlichkeit bei allen festgestellten Elementen, bei den Strophentypen und beim gesamten Elementbestand, der aus Abb. 4 schematisch zu entnehmen ist: Verbreitungslücken einzelner Elemente sind wahrscheinlich auf fehlende Aufnahmen zurückzuführen, da es sicher nicht immer gelungen ist, alle Strophentypen eines ♂ zu erfassen.

Im Gegensatz dazu besteht in Südeuropa eine größere Gesangsvariabilität. Abb. 3 stellt die für jede Population typischen, häufigsten Strophentypen dar. Die Elemente variieren viel stärker von Population zu Population (z. B. D: Abb. 3 c, d, g-k; Oc: e, k) oder zeigen Abwandlungen (Ce₁; c; Ce₂; Abb. 2a, Eaux-Bonnes; Fg, j, p; Abb. 3a, d; H: b, f; Hs: c, g). Außerdem tauchen neue Elementtypen auf, die teils an mehreren Aufnahmeorten (z. B. Eg: Abb. 3 b-d; Oc: e, k; Be: f, h) oder nur lokal auftreten (z. B. T: Abb. 3f; S: c; W: a; U: h). In Abb. 4 sind diese Befunde zusammengefaßt: die starke Variation im Süden im Vergleich mit der Einheitlichkeit im Norden wird deutlich sichtbar.

Einphrasige Strophentypen: Die Elemente, die in der Regel einphrasige Strophentypen bilden, nämlich E, G, (I) K und J, unterliegen kaum einer geographischen Variation. Abb. 5 zeigt die Elemente E und G, Abb. 6 die Elemente (I) K und J von einigen Orten des Aufnahmegebietes zum Vergleich. Auch in den anderen Populationen mit nicht abgebildeten Strophen erscheinen die Elemente in dieser Uniformität.

Zahl der Elemente und Strophentypen / Population: Im allgemeinen ist in südlichen Populationen mit $\bar{x} = 11,9$ (9–17) eine größere Elementzahl als im Norden mit $\bar{x} = 10,1$ (7–12) festzustellen; der Unterschied ist jedoch nicht signifikant ($0,05 < p < 0,1$; U-Test).

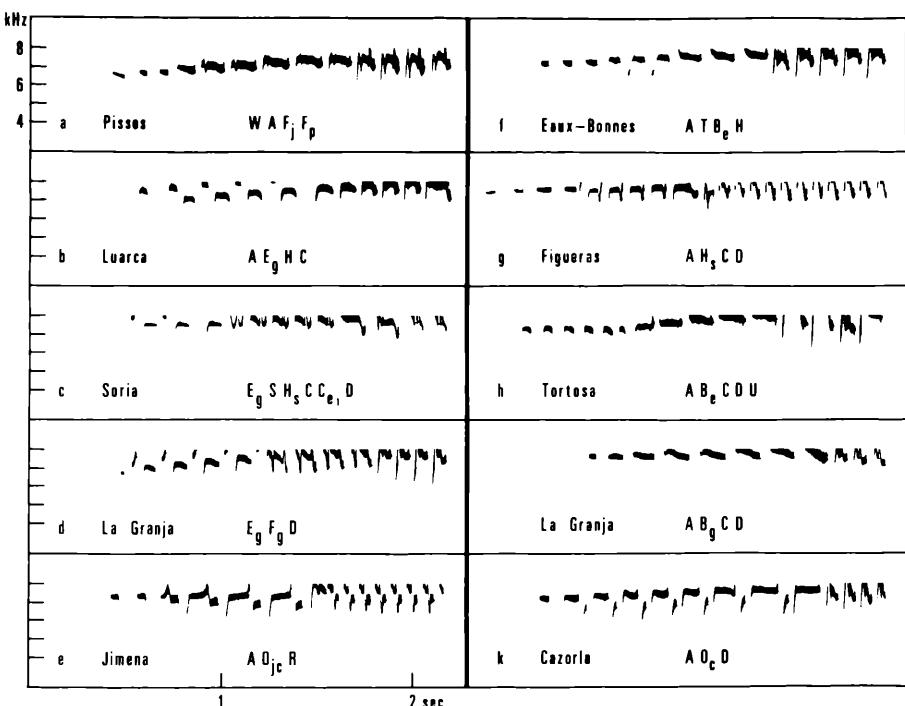


Abb. 3: Die Variation von mehrphrasigen südeuropäischen Sg-Strophen. Dargestellt sind die häufigsten Strophentypen der Populationen. Die Strophen a–d gleichen im Aufbau dem mitteleuropäischen Strophentyp EFHCD, die Strophen f–i dem mitteleuropäischen Strophentyp ABCD (vgl. Abb. 2). In den Strophen e und g sind die Elemente Oc–R und C–D durch ein Übergangselement verbunden.

Abb. 4: Die Verteilung der Sg-Elemente im Aufnahmegericht. Verbreitungslücken einzelner Elemente (z. B. G, I, K, J) sind teilweise auf fehlende Erfassung zurückzuführen. Der breite Querstrich trennt die nördlichen von den südlichen Populationen mit größerer interpopulärer Variation.

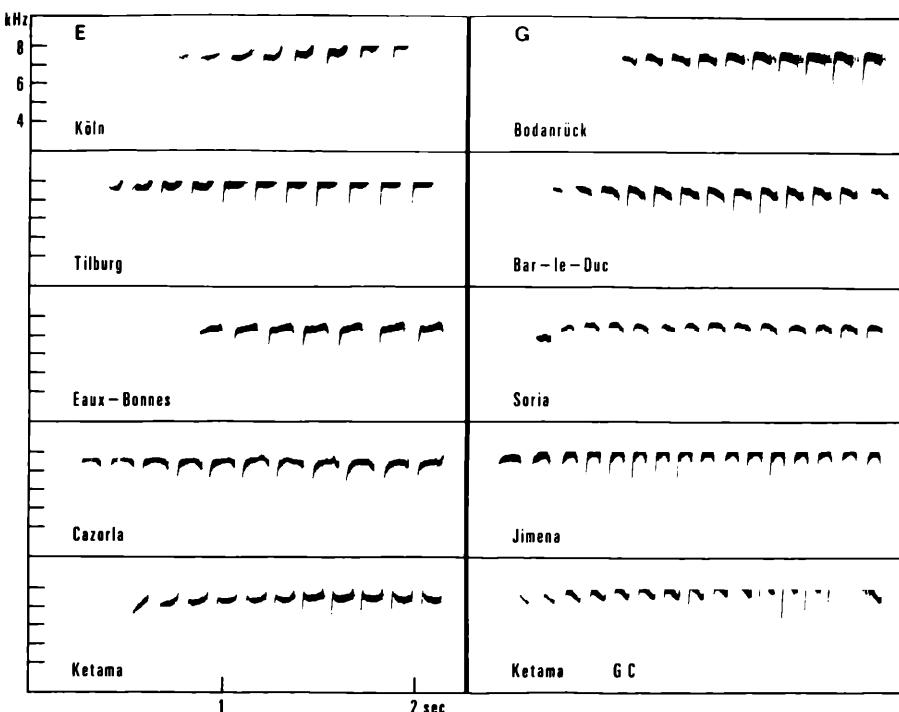


Abb. 5: Die Variation der Elemente E und G im Aufnahmebereich, die meist einphrasige Strophen bilden.

SACHS 1972). Das Gesangsmaterial von Eaux-Bonnes enthält mit 17 die meisten Elemente, da man hier neben den für die Pyrenäen typischen Elementen auch solche aus Mitteleuropa und dem Süden antrifft (s. Abb. 4).

Mit $\bar{x} = 12,0$ (5—15) ergeben sich in den südlichen Populationen auch mehr Strophentypen als in den mitteleuropäischen mit $\bar{x} = 8,2$ (4—13); dieser Unterschied ist jedoch ebenfalls nicht signifikant ($0,05 < p < 0,1$).

S o m m e r g o l d h ä n c h e n i n M a r o k k o : Der Sg-Gesang von Ketama stimmt mit dem Erscheinungsbild des europäischen Gesanges überein (Abb. 5—7). Die Strophentypen E, G und J entsprechen den europäischen, Element K kommt auch in mehrphrasigen Strophen vor. Die Strophe in Abb. 7 oben ähnelt der Strophe ABCD (s. Abb. 2b). 3 von 9 ♂ brachten neben normalen Strophen solche, die am Strophenende eine Elementgruppe wiederholten, welche jedoch stets aus den normalen Elementen der Strophe besteht (Abb. 7). Eine solche Abwandlung trat ebenfalls bei zwei ♂ im europäischen Raum auf.

3.2. Diskussion der Gesangsvariation des Sommerringgoldhähnchens

THIELCKE (1965) stellt beim Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla*) stärkere Gesangsabweichungen und größere interpopuläre Unterschiede im Süden des Verbreitungsareals fest und führt die Befunde auf die inselartige Verbreitung der südlichen Populationen und ihre geringe Individuenzahl zurück. Diese Erklärung bietet sich auch für die größere Variabilität des Sg-Gesanges von Ort zu Ort im Süden gegenüber der Einheitlichkeit im Norden des Verbreitungsgebietes an. Während im Norden das Sg-Vorkommen relativ geschlossen ist, sind im Süden die von Sg besiedelbaren Biotope vereinzelt und durch siedlungsleere Zonen getrennt. Die dadurch bedingte Isolierung der Populationen fördert die Entstehung von Gesangsabweichungen, die sich erhalten können, da es sich bei den spanischen und südfranzösischen Sg wohl zum Großteil um Standvögel handeln dürfte (NIETHAMMER 1937, SCHÜZ & MEISE 1968, MAUERSBERGER & STÜBS 1971). Leider gibt es keine Daten über die Ortstreue von Sg.

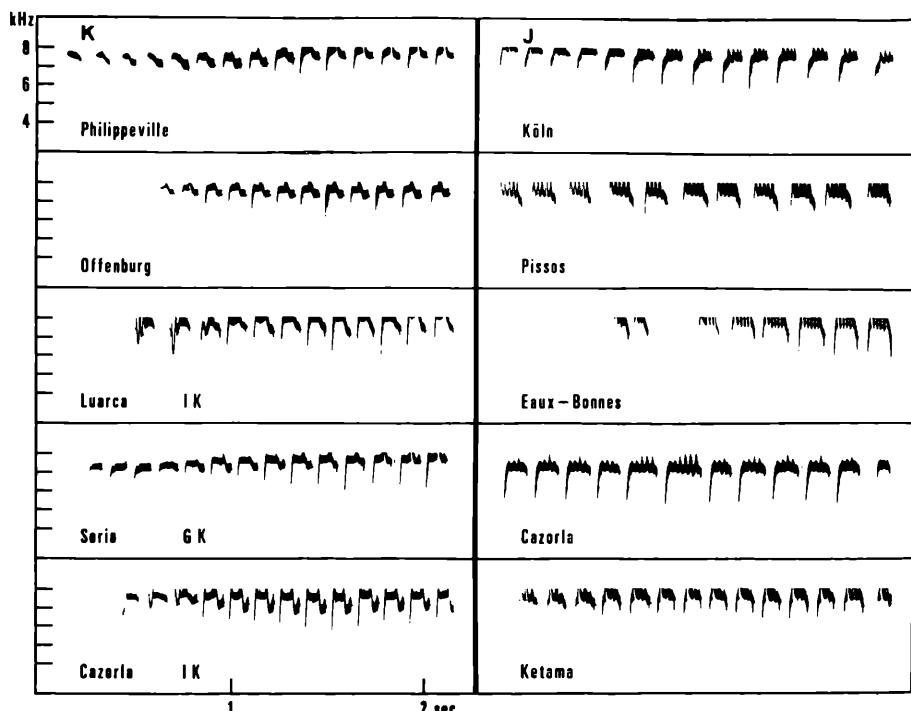


Abb. 6: Die Variation der Elemente K und J im Aufnahmebereich, welche meist einphrasige Strophen bilden. Element I leitet oft die Strophe K ein. Die Strophe J von Eaux-Bonnes zeigt den Übergang von Einzelelementen zur Strophe (von den Strophen mit Element J ist bis auf Eaux-Bonnes der Strophenanfang nicht abgebildet).

Wie kommt es aber zur Einheitlichkeit im gesamten nördlichen Verbreitungsgebiet, obwohl die westlichen Populationen ebenfalls kleine isolierte Nadelwaldinseln bewohnen? Im nördlichen Areal ist das Sg Sommervogel, und die Bestände ziehen in südlichere Regionen ab. Daher wird vermutlich eine ständige Umgruppierung und Durchmischung der Sg-Bestände erreicht, die uniformen Gesang im Verbreitungsgebiet begünstigen. Auch Gesang auf dem Zug oder im Winter könnte den Gesang vereinheitlichen: Durch Kontakte von singenden Alt- mit Jungvögeln während des Zuges und des Winteraufenthaltes deutet M. SCHUBERT (1971) die großräumige Übereinstimmung im Gesang des Fitis (*Phylloscopus trochilus*). LEMON & HARRIS (1974) erklären das Fehlen von deutlichen Dialektiken bei der Weißkehlammer (*Zonotrichia albicollis*) durch hohe Mortalitätsrate und ständige Erneuerung der Populationen, da die Jungvögel weit umherstreifen. Die Uniformität des Gesanges im gesamten Verbreitungsgebiet der Tannenmeise (*Parus ater*) führt THIELCKE (1973a) auf Wanderungen zurück, an denen nachweislich Altvögel beteiligt sind, womit die Tradition gewährleistet ist. Der hohe Anteil monotypischer Arten bei Paruliden wird durch ihre Wanderungen über große Entfernung gedeutet (MAYR 1967).

Einige Sg-Elemente erweisen sich als einheitlich im gesamten Aufnahmebereich, vor allem die Elemente E, G, (I) K und J. Diese Elemente leiten über zu Rufen des Sg. Element G ist im Aufbau verwandt mit dem Sg-Erregungslaut; es treten auch Übergänge von Erregungslauten zur Gesangsstrophe auf. Solche Überleitungen sind von anderen Arten ebenfalls bekannt, z. B. vom Kleiber (*Sitta europaea*, THIELCKE 1970a). Die Elemente E und J werden öfters vereinzelt oder in kürzeren Folgen gebracht (s. Abb. 6). Zudem sind einphrasige Strophentypen mit Ausnahme von E seltener zu hören und den ♂ nur schwer zu entlocken. Es gibt Hinweise, daß sie vornehmlich bei besonders großer Erregung der ♂ gesungen werden (unveröffentlicht). Weiterhin recht uniform und im gesamten Aufnahmebereich verbreitet sind die für mehrphrasige Strophen charakteristischen Elemente A, C und D.

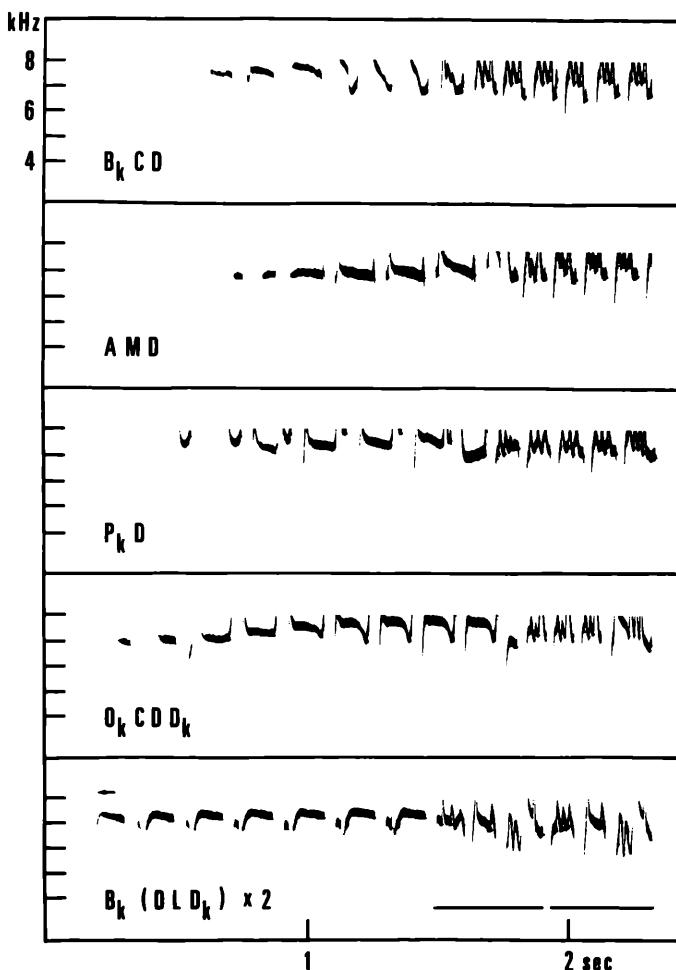


Abb. 7: Typische Sg-Strophen aus Marokko (Ketama). Eine Wiederholung der letzten Elemente (DLDk) zeigt die untere Strophe. Die ersten vier Strophen weisen vor Element D ein Übergangselement auf.

LEMON (1966) nimmt für den Gesang des Kardinals (*C. cardinalis*) an, daß einfache Elemente, die weit verbreitet sind, eine angeborene Basis besitzen. Auch BORROR (1967) vermutet bei der allgemeinen Form der Elementtypen des Waldsängers *Dendroica dominica* eine genetische Grundlage. Die obigen Befunde beim Sg sprechen ebenfalls für eine derartige Deutung. Zumindest muß man — wie LEMON (1966) — annehmen, daß die überall auftretenden Elemente ursprünglich und von besonderem kommunikativen Wert sind, weshalb sie sich allgemein durchsetzen und erhalten konnten.

Die Anzeichen für eine größere intrapopulare Variation im Süden müßten an Hand umfangreicheren Aufnahmematerials von nördlichen und südlichen Populationen überprüft werden. Durch die allgemeine Variabilität des Sg-Gesanges aber werden solche Ermittlungen erschwert.

Aufgrund dieser Variabilität und der Frage, ob man das Repertoire eines ♂ vollständig erfaßt hat, sind Dialektmischsänger nur schwerlich festzustellen. Doch deuten zwei ♂ aus La Granja, die zusätzlich zu ortsüblichen Strophenotypen die Strophen FHCD und EFD (Mittel-europa) sangen, sowie ein ♂ aus Eaux-Bonnes, welches neben Eaux-Bonnes-typischen Strophen die Strophe ABC brachte, darauf hin, daß auch beim Sg — wie bei der Zwillingssart (s. u.) — Dialektmischsänger auftreten.

4. Geographische Variation des Wintergoldhähnchen-Gesanges

Wie beim Sg, so wird auch die für den Wg-Gesang des Bodenseegebietes (BECKER 1974) beschriebene Gesangsform mit Anfangs-, Haupt- und Schlußteil der Strophe an allen untersuchten Orten angetroffen. Der Hauptteil ist bei einem ♂ und innerhalb der Population stereotyp (Ausnahmen S. 13 ff.) und besteht bis auf einen Sonderfall (S. 12) aus der Wiederholung einer Elementgruppe, die von 2–6 Elementen gebildet wird. Ein ♂ beherrscht bis zu 18 verschiedene Schlußteile, von denen die meisten mehreren ♂ der Population gemein sind. Im Durchschnitt umfaßt das Gesangsrepertoire einer Population 23,6 (18–33) Schlußteile.

Geographische Variationen treten sowohl im Haupt- als auch im Schlußteil auf. Wie beim Gartenbaumläufer (THIELCKE 1965) und beim Orlan (K. & W. CONRADS 1971) können die in beiden Gesangsteilen zu beobachtenden Dialekte unabhängig voneinander verbreitet sein. Auch von menschlichen Dialektken ist dieses Phänomen bekannt (SCHIRMUNSKI 1962).

Zugunsten der Übersichtlichkeit sollen die Variationen in Haupt- und Schlußteil getrennt betrachtet werden.

4.1. Hauptteil der Wintergoldhähnchen-Strophe

4.1.1. Variation nach Gebieten

Mitteleuropa. Abb. 8 zeigt die für die mitteleuropäischen Populationen typischen Hauptteile. Die Übereinstimmung fällt ins Auge: alle Strophen sind aus den Elementen ABCDE und ihrer stetigen Wiederholung kombiniert.

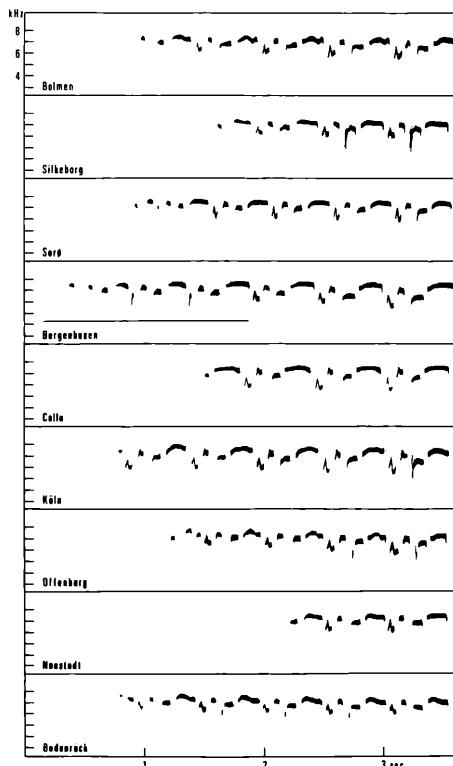


Abb. 8: Die Variation des Hauptteils der Wg-Strophe in Nord- und Mitteleuropa, der in allen Populationen aus den Elementen ABCDE und ihrer Wiederholung besteht (das feine Element C geht bei der photographischen Darstellung der Sonagramme zum Teil verloren). Der Strophenanfang von Bergenhusen (unterstrichen) gleicht der nordniederländischen Strophe (vgl. Abb. 9b).

3 der 9 Wg aus Silkeborg, 3 der 4 Wg aus Bergenhusen (s. Abb. 8) und 1 der 7 Wg aus Celle zeigen am Strophenanfang Ähnlichkeiten mit der nord- bzw. südniederländischen Strophe (Abb. 9a, b), auf die weiter unten eingegangen wird. Außerdem trat in Silkeborg ein ♂ mit fremder Strophe auf (s. Abb. 12).

W e s t e u r o p a. Die Betrachtung der populationstypischen Hauptteile im westeuropäischen Areal, wo Wg nur lückenhaft verbreitet sind, vermittelt große Unterschiede (Abb. 9): es treten Elementverluste, Änderungen des Gesangsmusters (Umstellungen innerhalb der Elementgruppe) und der Elementform auf.

Den Strophen von Baarn und Philippeville (Abb. 9b) fehlt Element A, und Element C tritt an dessen Stelle: es ergibt sich die Elementgruppe CBDE. Die südniederländische Strophe (Breda und Tilburg, Abb. 9a) stellt eine Mischform aus der Strophe von Baarn/Philippeville und der mitteleuropäischen Strophe dar (vgl. Abb. 8): am Strophbeginn finden wir die Elemente CBDE (unterstrichen), die dann in die Elemente ABCDE übergehen. 2 ♂ bringen auch die mitteleuropäische Strophe, einem ♂ fehlt Element A, und Element C ist nicht vorhanden oder nur schwach ausgebildet. Den Strophen von Brügge/Abbeville/London (Abb. 9c) fehlen die Elemente A und D: dort findet sich die Elementgruppe CBE (B hat Ähnlichkeit mit dem mitteleuropäischen Element A). In London singt ein ♂ zusätzlich im zweiten Teil der Strophe Element A: (CBE→BCAE). Der Hauptteil von Rouen weist nur noch die beiden Elemente BE auf, wobei B in einer tieferen Frequenzlage erscheint (Abb. 9d). Die Strophe von Bar-le-Duc (Abb. 9e) besteht ebenfalls aus zwei Elementen, einem stärker modulierten Element E und einer Kombination der Elemente CD: (CD) E. Ein ♂ singt zusätzlich eine Strophe, bei der am Strophende ein weiteres Element, ähnlich B, eingefügt ist: (CD) E→B (CD) E.

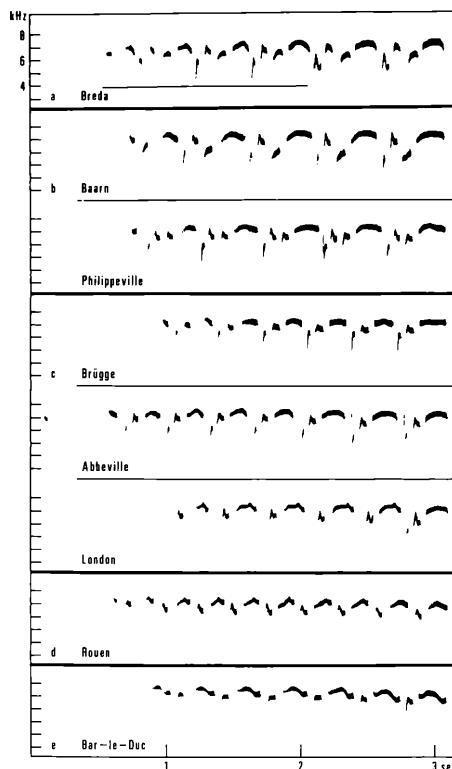


Abb. 9: Die Variation des Hauptteils der Wg-Strophe in Westeuropa, gekennzeichnet durch Verluste und Umstellungen von Elementen (s. Text).

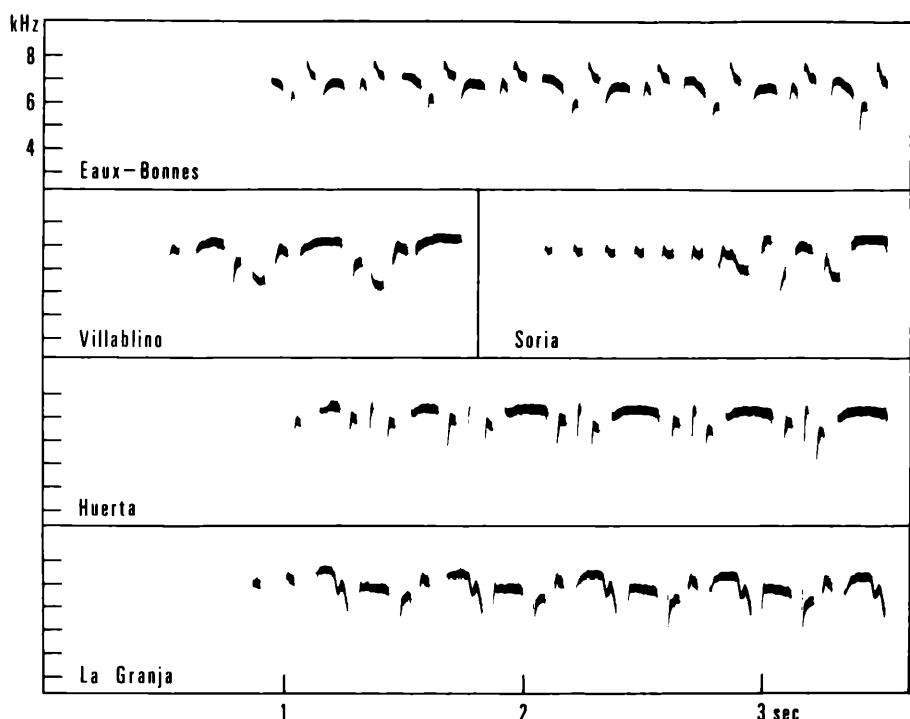


Abb. 10: Die Variation des Hauptteils der Wg-Strophe auf der Iberischen Halbinsel.

Südeuropa. In den gut isolierten Populationen finden sich noch stärkere Gesangsveränderungen als in Westeuropa, die in Abb. 10 zusammengestellt sind. Abweichend vom üblichen Wg-Gesangsschema ist der Aufbau der Strophe von Soria, einem von BECKER & WÜSTENBERG (1974) erstmals beschriebenen Wg-Vorkommen: Im Hauptteil wird ein einzelnes Element mehrfach wiederholt, ehe der Rest einer Elementgruppe erscheint. Im 15 km westlich gelegenen Waldgebiet bei Huerta stellt man wieder einen gänzlich anders gestalteten Hauptteil fest.

4 der 8 Soria-Wg lassen das vorletzte Element fort (s. Abb. 10). Ein dem mitteleuropäischen Element E ähnliches, langes Element gibt es als Rest in der Strophe von Soria, in den Strophen von Huerta und Villablinio sowie stärker moduliert im Hauptteil von La Granja, fehlt jedoch der Strophe von Eaux-Bonnes. Hier tritt ein Element (letztes Element im Sonogramm) in der Elementgruppe doppelt auf; ein ♂ lässt ein Element vermissen. Dem mitteleuropäischen Hauptteil am nächsten stehen diejenigen von Huerta und Villablinio, vor allem der letztere: die Strophe hat viel Ähnlichkeit mit der von Brügge/Abbeville/London (s. Abb. 9), zu der ein weiteres Element hinzukommt. In der Population von Luarca findet sich kein ortsspezifischer Hauptteil; man trifft 3 verschiedene Hauptteile an, den von Villablinio, zwei fremde und Sg-Strophen-Imitationen (s. BECKER 1977).

Die ermittelten populationsspezifischen Hauptteile der Aufnahmeorte sind in Abb. 11 noch einmal symbolhaft angegeben. Zusätzlich kommen in einigen Populationen, vor allem im Westen und Süden, einzelne ♂ vor, die abweichend vom ortsüblichen Hauptteil singen (in Abb. 11 als kleine Symbole angegeben). Diese Varianten sollen im folgenden beschrieben werden.

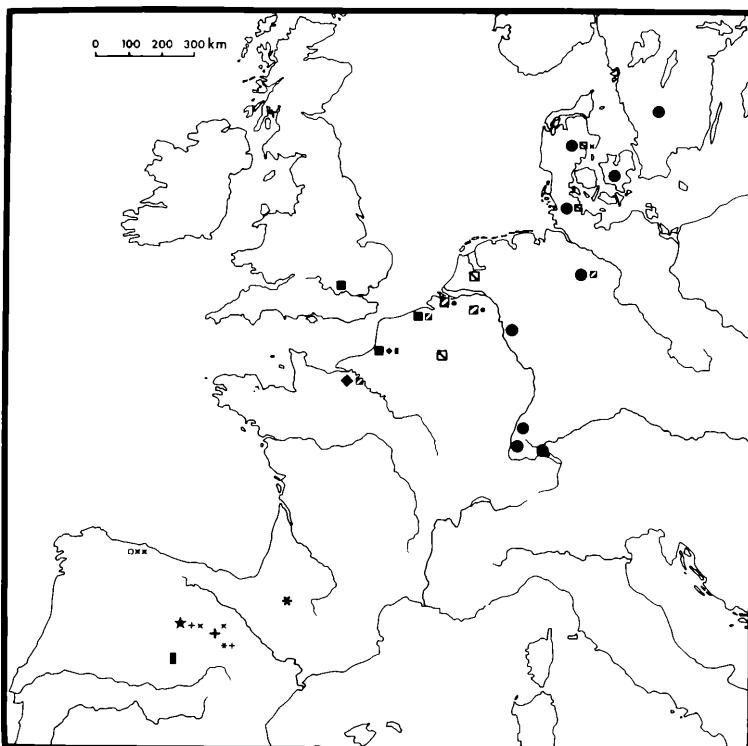


Abb. 11: Karte der Wg-Hauptteil-Dialekte. Die populationsspezifischen Hauptteile sind als große Symbole dargestellt, weitere in der Population auftretende Hauptteile als kleine Symbole (Dialektmischsänger, Ähnlichkeit im Hauptteilbeginn; im Aufnahmegeräbt sonst fehlende, unbekannte Hauptteile werden mit x bezeichnet).

4.1.2. Hauptteil-Dialektmischsänger

Verschiedenartige Abweichungen von den ortstypischen Hauptteilen lassen sich feststellen. Einige davon sind in Abb. 12 und 13 dargestellt.

I. Dialektmischstrophen

- a) ♂ singen einen Strophentyp, der am Strophenanfang vom ortstypischen Hauptteil abweicht. Oft stammt der Strophenanfang aus einem anderen bekannten Dialektgebiet.

Silkeborg: 3 ♂ zeigen am Strophenbeginn Ähnlichkeit mit der Strophe von Baarn/Philippeville (Abb. 9b), ebenso 3 ♂ aus Bergenhusen. ♂ 154 von Silkeborg singt einen fremden Strophenanfang (Abb. 12: x). Der Strophenbeginn eines ♂ von Celle gleicht dem der südniederländischen Strophe. ♂ 120 aus Abbeville bildet eine Mischstrophe aus den Hauptteilen von Rouen und Abbeville (Abb. 12).

- b) Seltener singen ♂ einen Strophentyp, dessen Hauptteile aus einem anderen Dialektgebiet stammt.

2 ♂ aus Brügge singen Hauptteilende, bei denen die letzten Elementgruppen südniederländischen Strophen ähneln. Weitere ♂ wurden bereits oben erwähnt (London und Bar-leDuc, S. 10).

II. Zwei Hauptteiltypen: Populationsspezifischer und fremder Hauptteil

♂ 71 aus Tilburg singt die südniederländische und mitteleuropäische Strophe, ♂ 113 aus Brügge den Hauptteil von Brügge, von Breda/Tilburg und eine Mischstrophe aus beiden. ♂ 119 (Abb. 12) aus Abbeville singt den ortstypischen Hauptteil und einen weiteren, der Ähnlichkeit zum La Granja-Hauptteil (s. Abb. 10) aufweist; 2 weitere ♂ von Abbeville beherrschen neben „ihrem“ Hauptteil denjenigen von Rouen. ♂ 125 und 127 aus Rouen (Abb. 12) bringen die Hauptteile von Rouen und Breda/Tilburg, ein anderes ♂ neben dem Hauptteil von Rouen einen solchen mit Ähnlichkeit zu dem von Baarn/Philippeville.

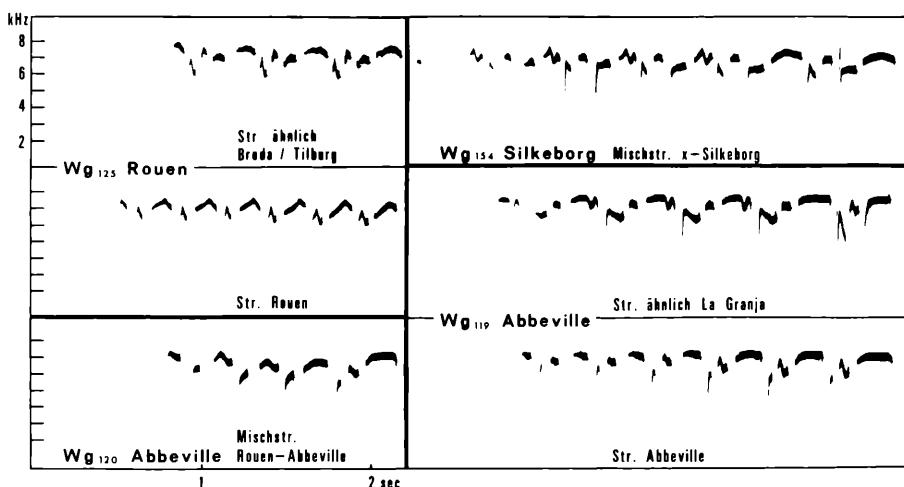


Abb. 12: Wg-Hauptteil-Dialektmischsänger. Jedes ♂ singt ganz oder teilweise auch den ortstypischen Hauptteil (vgl. Abb. 8 und 9).

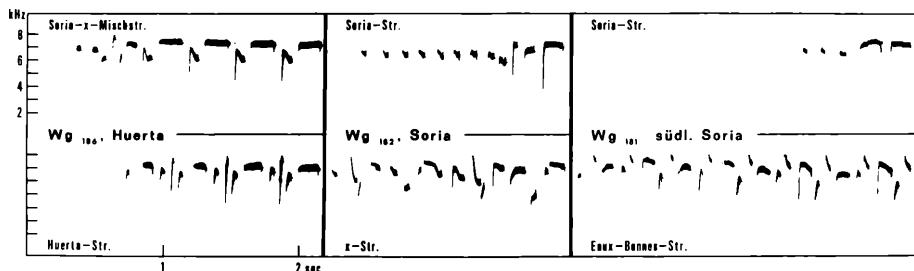


Abb. 13: Wg-Hauptteil-Dialektmischsänger von Spanien. Jedes ♂ singt auch den ortstypischen Hauptteil (vgl. Abb. 10).

Einen fremden Hauptteil neben der Strophe von Soria bringen die ♂ 182 und 183 im Norden des Waldgebietes von Soria (Paß Sta. Ines, Abb. 13). ♂ 181 (30 km südlich von Soria bei Almazan, umherstreifend) singt den Hauptteil von Soria und denjenigen von Eaux-Bonnes (Abb. 13, vgl. Abb. 10). Ein ♂ aus Huerta beherrscht den Huerta- und den Soria-Hauptteil, ein weiteres ♂ (186, Abb. 13) neben dem Huerta-Hauptteil einen Mischhauptteil, kombiniert aus einem fremden und dem Soria-Hauptteil.

♂, die Dialektmischarten singen, treten auch bei anderen Arten auf, z. B. beim Ortolan (K. & W. CONRADIS) und beim Weißkopfammerfink (*Zonotrichia leucophrys*, BAPTISTA 1974, 1975), allerdings viel seltener. Man kann sich diese aberrant singingen ♂ als „Umsiedler“ erklären oder als Vögel, die von einem Umsiedler oder bei der Überwinterung fremde Gesangsstrophen gehört und gelernt haben (in Mitteleuropa ist bereits im Januar/Februar gelegentlich Wg-Gesang zu vernehmen; NEUBAUR 1957, LUCAN et al. 1974, SCHWARTHOFF 1974). Da die meisten Fremdstrophen sehr originalgetreu ausgebildet sind, erscheint mir die erste Möglichkeit für die Mehrzahl der Dialektmischsänger verantwortlich zu sein. Die letztere

Annahme könnte die schlecht nachgeahmte Soria-Strophe des Wg 181 deuten (Abb. 13), das noch nicht revierfest war und vermutlich aus den Pyrenäen stammte.

Von Buchfink (*Fringilla coelebs*, THORPE 1961), Kardinal (*C. cardinalis*, DITTUS & LEMON 1969) und Amsel (*Turdus merula*, G. & H. THIELCKE 1960) ist bekannt, daß sie bis in das erste Lebensfrühjahr hinein lernen können. Eine Amsel lernte noch im vierten Lebensjahr (THIELCKE 1970a). DITTUS & LEMON (1969) spielten 4 Kardinalen in den ersten 6 Lebenswochen und im Alter von 5½–9 Monaten verschiedene Strophentypen vom Tonband vor: Alle ♂ sangen anschließend Strophen vom ersten Tonband, 3 ♂ auch solche, die sie vom zweiten Tonband gelernt hatten. Demnach können junge Kardinale, die umsiedeln, viel vom „neuen“ Dialekt lernen und neben ihrem „Ursprungsdialekt“ singen.

Den gleichen Vorgang darf man beim Wg erwarten. ♂ 125 (Abb. 12) beispielsweise ist vielleicht im südniederländischen Gebiet aus dem Ei geschlüpft, im Winter in die Region von Rouen gelangt und besetzt hier im Frühjahr ein Revier; es singt die südniederländische Strophe und übernimmt die populationsspezifische Strophe von Rouen. Bei einigen Wg-♂ geht das Gesangslernen nur so weit, daß sie einen Teil ihrer Strophe dem ortstypischen Dialekt anpassen können (z. B. ♂ 154 von Silkeborg oder ♂ 120 von Abbeville, Abb. 12), vornehmlich das Strophenende, das wie bei anderen Vogelarten (M. SCHUBERT 1969, BERGMANN 1973) beim Wg sehr plastisch ist (Schlußteil). Weiteres dazu s. S. 20.

4.2. Schlußteile der Wintergoldhähnchen-Strophe

4.2.1. Intrapopulare Häufigkeit von Schlußteilen

Während der Wg-Hauptteil von allen ♂ einer Population gesungen wird, erscheinen die Schlußteile in verschiedenen Häufigkeiten innerhalb der Population (Tab. 1): Es gibt solche, die bei dem Großteil der ♂ anzutreffen sind, und solche, die bei weniger als der Hälfte der ♂ oder nur bei einem Individuum auftreten. Abweichungen und Variationen im Gesangsrepertoire einzelner ♂ werden beim Kardinal (DITTUS & LEMON 1969), bei der Singammer (*Melospiza melodia*, HARRIS & LEMON 1972) und beim Bewick's Zaunkönig (*Thryomanes bewickii*, KROODSMA 1974) durch Lernfehler und Improvisation der jungen ♂ erklärt. Für die individualtypischen, in der Population seltenen Wg-Schlußteile ist diese Entstehungsart ebenfalls denkbar. Außerdem können Umsiedler populationsfremde Schlußteile mitbringen. Auf mögliche Ursachen für die in den Populationen unterschiedliche Häufigkeitsverteilung der Schlußteile wird in Abschnitt 4.4. eingegangen.

Mit dem Hauptteil gehört der Wg-Gesang zu den Gesangstypen von Vogelarten, bei denen jedes ♂ gewöhnlich nur eine populationstypische Strophe singt, etwa wie Garten- und Waldbaumläufer (THIELCKE 1961, 1965) und Weißkopfammerfink (*Zonotrichia leucophrys*, MARLER & TAMURA 1962), oder einen populationsspezifischen Strophenschluß, wie die Braunackenammer (*Zonotrichia capensis*, NOTTEBOHM 1969) oder der Ortolan (K. & W. CONRADS 1971) — mit dem Schlußteil jedoch zu Vögeln, bei denen viele Gesangsmuster Gemeingut der Population, andere wiederum nur individualtypisch sind: Buchfink (THORPE 1961), Kohlmeise (*Parus major*, GOMPERTZ 1961), Kardinal (LEMON 1966), Beo (*Gracula religiosa*, BERTRAM 1970) und Sg (BECKER 1974). Beim Zaunkönig (*T. troglodytes*, KREUTZER 1972), Bewick's Zaunkönig

Population	Schlußteile, auftretend bei			
	50 % der ♂ und mehr	weniger als 50 % der ♂	50 % der ♂	
		nur 1 ♂		
Köln	13	2		4
Baarn	11	5		4
Brügge	11	5		8
Philippeville	8	13		1
Silkeborg	14	8		11
Huerta	6	10		16

Tab. 1: Intrapopulare Häufigkeit der Schlußteile in 6 Populationen.

(KROODSMA 1974) und den nicht mimetischen Gesangsstrophen der Gattung *Vidua* (PAYNE 1973) findet sich das Populationsrepertoire bei den meisten ♂, während im Gesangsrepertoire der Singammer-♂ nur wenige Elementgruppen identisch sind (HARRIS & LEMON 1972).

Entsprechend den Hauptteilen bleiben auch die Schlüssesteile über Jahre konstant (BECKER 1974). Ein Vergleich der Bodanrück-Schlüssesteile aus den Jahren 1963-1967 mit denen der Jahre 1972/1973 ergibt aber, daß 4 der Schlüssesteile fehlen, die 1963-67 bei mehr als einem ♂ auftraten, und 4 neue, 1963-67 nicht festgestellte Schlüssesteile im Repertoire 1972/73 auftauchen. Innerhalb einer Population scheinen demnach in Ablauf von Jahren Änderungen des Schlüsseitl.-Repertoires möglich zu sein. Ebenso veränderte sich im Ablauf von zwei Jahren der Elementbestand einer Blauammer-Population (*Passerina cyanea*, THOMPSON 1970), wobei verbreitete Elemente meist erhalten blieben. Sicherlich werden Schlüssesteile, die nur von wenigen Wg-♂ gesungen werden, leichter „verfallen“ als in der Population häufige und „erfolgreiche“ Schlüssesteile. Da diese von vielen ♂ gesungen werden und zudem — wie ein Vergleich von Schlüsseiten verschiedener Häufigkeit zeigt (Tab. 2) — gesichert öfter im Gesangsrepertoire der ♂ vertreten sind als in der Population seltene Schlüssesteile, ist ihre Weitergabe an die nachfolgende Generation sehr wahrscheinlich. Bei *Gracula religiosa* fand BERTRAM (1970) ebenfalls, daß mehreren Tieren gemeinsame Rufarten auch häufiger gesungen werden.

Population	♂	Prozentuales Erscheinen im Gesangsrepertoire der ♂ von innerhalb der Population			
		häufigen	weniger häufigen	seltenen Schlüssesteilen	
Bolmen	5	10,51	5,95	4,14	
Köln	3	9,70	6,32	6,16	
Philippeville	3	11,30	9,07	6,04	
Bodenrück	7	8,69	4,86	5,42	
Soria	4	19,57	7,67	8,43	
\bar{x}		11,95	6,78	6,04	
p		$\longleftrightarrow 0,05 \longrightarrow$		$\longleftrightarrow 0,01 \longrightarrow$	

Tab. 2: Zusammenhang zwischen intrapopularer und intraindividueller Schlüsseitlhäufigkeit. Im Gesangsrepertoire jedes der 22 ♂ mit mindestens 20 analysierten Strophen wurde das Vorkommen von jeweils einem Schlüsseitl dreier Häufigkeitsklassen geprüft (p: Test von Wilcoxon-Wilcox, SACHS 1972). Die Prozentwerte der ♂ einer Population und aller 22 ♂ wurden gemittelt.

4.2.2. Variation der Schlüssesteile

Die Schlüssesteile sind in verschiedenen Verbreitungsmustern über das Aufnahmegebiet verteilt. Beispiele für solche Verbreitungstypen sind in Abb. 14 tabellarisch aufgetragen. Als anschauliche Darstellung dienen Sonagramme einiger Schlüssesteile in den Abb. 15-17.

Wir finden weit und teilweise mosaikartig verbreitete (Abb. 14 oben, Abb. 15), regionale (Abb. 14 Mitte, Abb. 16 und 17) und populationseigene Schlüssesteile (Abb. 14 unten, Abb. 17). Einige Schlüssesteile variieren wenig im Aufnahmebereich (z. B. Schlüsseitl 12, 18 O und 18 L: Abb. 15 und 17, vgl. Abb. 14), andere mehr (z. B. Schlüsseitl 5 A, Abb. 16). Ein Schlüsseitl kann in mehreren Varianten innerhalb einer Population vorkommen, welche als Dialekt-Mischgebiet bezüglich dieses Schlüsseitls zu bezeichnen ist (Schlüsseitl 12, Abb. 14 und 15).

Über die tatsächliche Verbreitung eines Schlüsseitls und die Dialektgrenzen kann keine Aussage gemacht werden, da nur von einigen Wg-Populationen Gesangsaufnahmen vorliegen und ausgewertet wurden. Doch das grobe Verbreitungsmuster geht aus den Untersuchungen hervor: Jedes Gebiet hat eigene, charakteristische Schlüsseitl-Varianten und Schlüssesteile neben solchen, die über eine größere Region oder den Großteil des Aufnahmegebietes verbreitet sind.

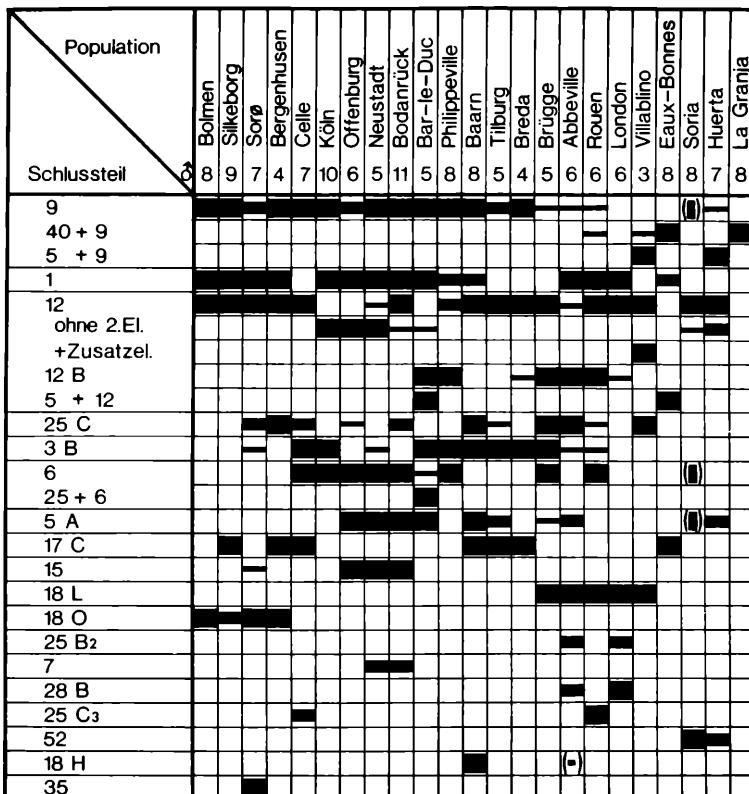


Abb. 14: Beispiele für Verbreitungstypen von Wg-Schlüsselelementen: von weit verbreiteten (oben) über regionale bis zu populationseigenen Schlüsselelementen (unten). Breiter Balken: ein Schlüsselelement wird von mindestens 50 % der untersuchten ♂ einer Population gesungen; Balken mittlerer Stärke: von weniger als 50 %, aber mehr als 1 ♂; schmaler Balken: von nur einem ♂.

4.2.3. „Verwandtschaft“ der Populationen im Schlüsselelement-Repertoire

Zur Überprüfung der Frage, welche Übereinstimmung zwischen den Populationen bezüglich ihres Schlüsselelement-Repertoires besteht, wurde die Zahl der Schlüsselelemente ermittelt, die zwei Populationen gemein sind. Abb. 18 führt die Ergebnisse für den mitteleuropäischen Raum auf.

Die größte „Verwandtschaft“ im Schlüsselelement-Repertoire weisen die benachbarten Populationen und die engeren Aufnahmeregionen auf. Je weiter zwei Populationen voneinander entfernt sind, um so geringer wird die Menge übereinstimmender Schlüsselelemente. Besonders deutlich erscheint dies bei den Randpopulationen Bolmen und London.

Nur wenig gemeinsame Schlüsselelemente teilen die Populationen der Iberischen Halbinsel mit mitteleuropäischen Populationen (Eaux-Bonnes: \bar{x} : 5,5; Soria: 4,8; La Granja: 3,7 Schlüsselelemente). Auffallend ist die Übereinstimmung von 6 Schlüsselelementen Villablinos mit solchen der westeuropäischen Region (z. B. Schlüsselelement 18 L, Abb. 17). Auch untereinander haben die spanischen Populationen nur geringe Schlüsselelement-„Verwandtschaft“ (\bar{x} : 5, s. Abb. 19). Sogar die beiden eng benachbarten Populationen Soria und Huerta teilen nur 9 Schlüsselelemente.

LEMON (1966) ermittelt beim Gesang des Kardinals ebenfalls eine Abnahme von gemeinsamen Gesangsmustern mit der Entfernung der Populationen. Singammler-♂ einer Population haben untereinander mehr identische Elementgruppen als ♂ zweier getrennter Populationen (HARRIS & LEMON 1972). Bei Beos stellt BERTRAM (1970) fest, daß mit zunehmender Entfernung der Territorien eine Abnahme gemeinsamer Ruftypen verbunden ist, die getrennten

Populationen gänzlich fehlen. Entsprechende Ergebnisse findet PAYNE (1973) bei den nicht mimetischen Gesängen der Gattung *Vidua*.

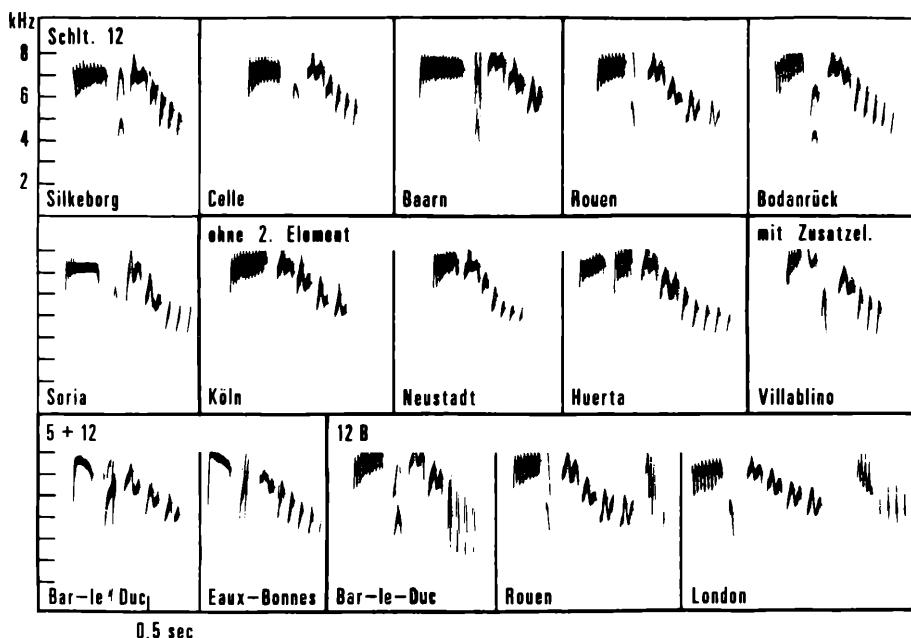


Abb. 15: Die Variation des im Aufnahmebereich weit verbreiteten Schlußteils 12 sowie der Schlußteile 5+12 und 12 B. In einigen Populationen kommen mehrere Variationen des Schlußteils 12 vor (vgl. Abb. 14).

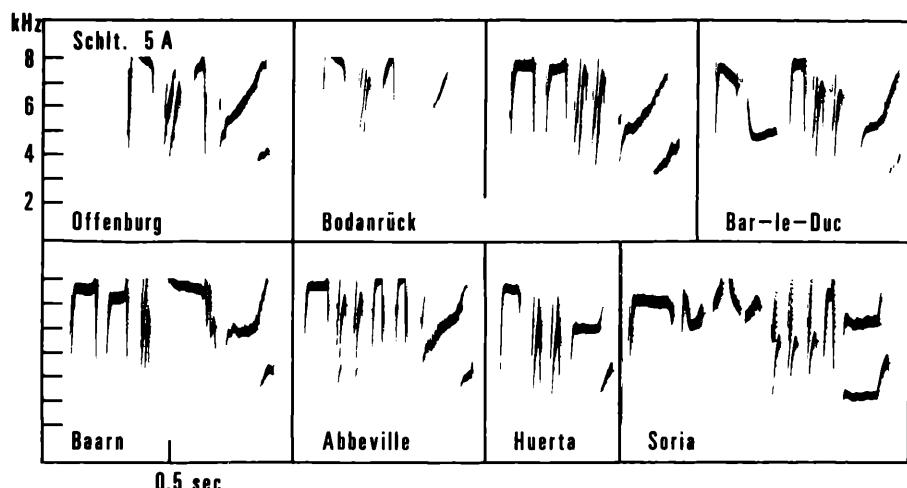


Abb. 16: Die Variation von Schlußteil 5 A im Aufnahmgebiet (vgl. Abb. 14).

29.1
1977

Gesang von Winter- und Sommergoldhähnchen

19

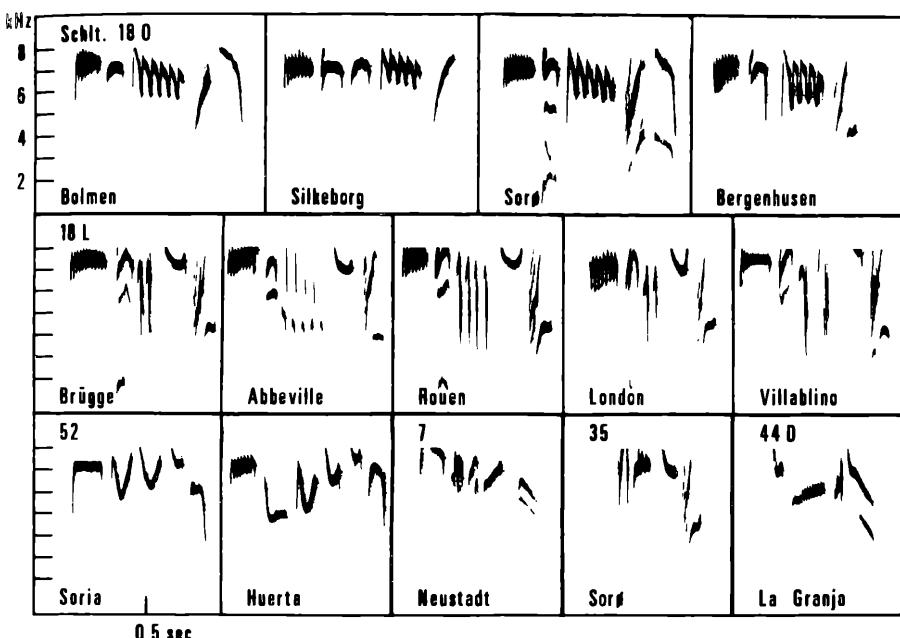


Abb. 17: Die Variation der regionaltypischen Schlußteile 18.0 und 18.L. Die Schlußteile 52 und 7 treten nur in zwei, 35 und 44 D nur in einem Aufnahmegebiet auf (vgl. Abb. 14).

BOLMEN

SILKEBORG	12	SILKEBORG
SORØ	14	13 SORØ
BERGENHUSEN	9	15 10 BERGENHUSEN
CELLE	7	10 11 10 CELLE
KÖLN	7	10 11 9 14 KÖLN
OFFENBURG	7	9 10 10 11 12 OFFENBURG
NEUSTADT	7	9 11 10 10 11 14 NEUSTADT
BODANRÜCK	7	9 12 10 10 11 17 15 BODANRÜCK
BAR-LE-DUC	8	10 10 8 11 12 11 11 10 BAR-LE-DUC
PHILIPPEVILLE	8	9 9 9 13 15 13 11 11 15 PHILIPPEVILLE
BAARN	7	8 10 9 13 12 12 10 11 11 13 BAARN
TILBURG	8	11 10 11 13 11 12 10 11 12 13 15 TILBURG
BREDA	6	9 9 8 12 10 8 8 7 11 12 11 13 BREDA
BRÜGGE	5	8 9 9 12 12 12 11 11 11 14 13 12 11 BRÜGGE
ABBEVILLE	8	8 9 11 9 10 10 9 11 10 12 11 8 14 ABBEVILLE
ROUEN	6	7 9 7 12 12 11 9 10 11 12 11 10 10 13 13 ROUEN
LONDON	3	4 5 6 4 5 6 4 5 4 6 5 4 5 8 12 8 LONDON

Abb. 18: Schlußteil-„Verwandtschaft“ in Mittel- und Westeuropa: die Anzahl gemeinsamer Schlußteile von je zwei Populationen. Schraffiert: mehr als 50 % der Schlußteile beider Populationen stimmen überein (große Zahlen: Gemeinsamkeitswerte, die über dem aus der Summe aller Gemeinsamkeitswerte einer Population gebildeten Mittelwert liegen). Die höchsten Werte finden sich bei benachbarten Populationen. Mit zunehmender Entfernung nimmt die Zahl gemeinsamer Schlußteile ab. Populationen mit Randlage im Aufnahmegebiet (Bolmen, London) teilen nur wenig Schlußteile mit den anderen Populationen.

4.2.4. Schlußteil-Dialektmischsänger

Der komplizierte Schlußteilaufbau macht es nicht einfach, Dialektmischsänger im Schlußteil-Repertoire festzustellen. Ich überprüfte daraufhin die Wg-♂, die sich als Hauptteil-Dialektmischsänger herausgestellt hatten (S. 13/14). Bei einigen dieser Vögel ließen sich mehr oder weniger viele ortsfremde Schlußsteile nachweisen.

Im Gesang der Wg 182/183 (fremder und Soria-Hauptteil, Abb. 13) kommen zur Hälfte fremde und Soria-Schlußsteile vor. Von Wg 181 (Pyrenäen- und Soria-Hauptteil, Abb. 13) stammen 3—4 Schlußsteile aus Soria, 4 aus den Pyrenäen. Wg 186 aus Huerta (fremder und Huerta-Hauptteil, Abb. 13) singt nur 2 ortsfremde Schlußsteile. 2 Wg aus Rouen und das Wg aus Celle mit ortsfremden Hauptteilen bringen jeweils einen fremden Schlußteil, der aus dem Gebiet ihrer wahrscheinlichen Herkunft stammen könnte. Ein Wg aus Neustadt, welches außer dem Schlußteil 12 denselben ohne das zweite Element singt (Abb. 15), hat insgesamt 5 von 14 Schlußsteinen, die in nördlicheren Aufnahmgebieten festzustellen sind.

Diese Daten lassen eine gute Angleichung der Umsiedler an das ortstypische Schlußteil-Repertoire vermuten. Bei den Hauptteil-Dialektmischsängern fiel bereits auf, daß das Hauptteilende besonders anpassungsfähig ist (S. 15). Das gilt noch verstärkt für den variablen Schlußteil der Wg-Strophe. Bei einigen anderen Arten (SCHUBERT 1969) wie Goldammer, Rohrammer, Buchfink, Fitis und Dorngrasmücke (BERGMANN 1973) finden wir Gesangspräzisität gerade am Strophenende, während der Strophenbeginn nur unbedeutend variiert werden kann. Beim Weißkopfammerfink (MARLER & TAMURA 1962), bei der Braunackenammer (NOTTEBOHM 1969) und dem ORTOLAN (K. & W. CONRADS 1971) stimmen die ♂ einer Dialektregion im Strophenende ebenfalls sehr gut überein, wohingegen der Strophenanfang variabler bleibt.

4.3. Dialektverbreitung

Zusammenhängende Waldgebiete fördern die Ausbreitung der Buchfinken-Dialekte (CONRADS 1966). KREUTZER (1974a) findet beim Zaunkönig ausgedehntere Dialektzonen in kontinuierlichen Lebensräumen. Durch die lückenlose Verbreitung des Ortolans entstehen scharfe Dialektgrenzen (K. & W. CONRADS 1971).

Um den Einfluß der Habitat-Kontinuität auf die Verbreitung der Wg-Dialekte zu prüfen, wird im Haupt- und Schlußteil-Repertoire die Dialekt-„Verwandtschaft“ isolierter und durch Biotop-Kontinuität zusammenhängender Aufnahmgebiete miteinander verglichen.

Zur Ermittlung der „Verwandtschaft“ im Schlußteil-Repertoire wertete ich für drei „Populationsketten“ etwa gleicher Länge, die im relativ geschlossenen Waldareal Mitteleuropas und im lückenhaften Verbreitungsgebiet West- und Südeuropas gelegen sind, die Anzahl der Schlußsteile aus, die eine Population mit den anderen Populationen der gleichen Kette gemein hat (Abb. 19).

In den Mittelwerten drückt sich die nähere „Verwandtschaft“ in der Reihenfolge Mittel-, West- und Südeuropa aus, wobei allerdings der Unterschied zwischen der mittel- und westeuropäischen Populationskette nicht signifikant ist. Die große Entfernung der Population Köln von den süddeutschen Populationen bedingt eine vermehrte Abnahme der Schlußteil-Gemeinsamkeit (s. auch Abb. 18). Vergleicht man nur die Anzahlen gemeinsamer Schlußsteile der Populationen Süddeutschlands (Offenburg-Neustadt-Bodenrück, $\bar{x} = 15,3$) und der ungefähr gleich weit voneinander entfernten Populationen im niederländisch-belgischen Raum (Baarn-Breda-Tilburg-Brügge, $\bar{x} = 12,5$), so ist dieser Unterschied mit $p = 0,05$ (U-Test, SACHS 1972) gesichert.

Das entsprechende Ergebnis findet sich im Hauptteil-Repertoire dieser drei Populationsketten. Im Gegensatz zu Mitteleuropa mit 1 Hauptteil treten in West- und Südeuropa jeweils 4 verschiedene Hauptteile auf (s. Hauptteil-Dialektkarte Abb. 11, S. 13). In Westeuropa stimmen noch einige Populationen in ihrem Hauptteil überein (Baarn/Philippeville, Breda/Tilburg, Brügge/Abbeville/London), wohingegen auf der Iberischen Halbinsel jede Population einen anderen Hauptteil singt.

Wie ist die nähere Gesangsverwandtschaft der westeuropäischen gegenüber den südeuropäischen Populationen zu erklären (Schlußteil-Repertoire: $p = 0,01$, s. Abb. 19), obwohl die Populationen beider Ketten isoliert sind? Das Zugverhalten der Wg gibt hier Aufschluß (ZINK 1973). Gerade der westeuropäische Raum ist sehr starken Zugbewegungen unterworfen. Wg aus dem skandinavischen, ostdeutschen und englischen Raum verbringen hier den Winter. Die in Westeuropa zahlreichen Dialektmischsänger und die Populationen mit Übereinstimmung im

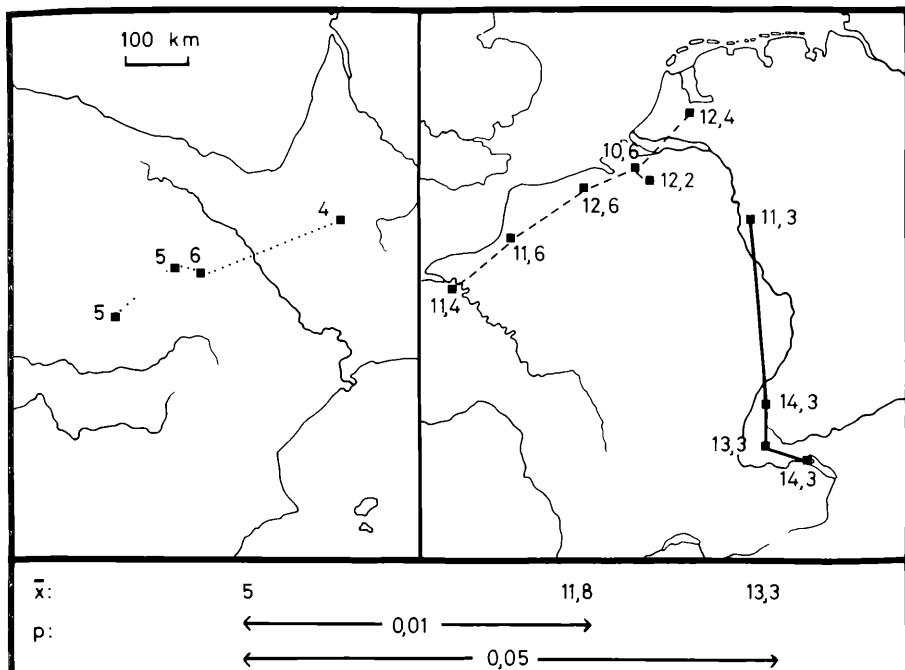


Abb. 19: Durchschnittliche Zahl (an den Linien) der Schlußteile, die eine Wg-Population mit den anderen der gezeichneten Populationsketten gemeinsam hat. Unter den Karten: Mittelwerte gemeinsamer Schlußteile für die drei Populationsketten, von denen zwei im lückenhaften (Iberische Halbinsel, Westeuropa) und eine im relativ geschlossenen Verbreitungsgebiet des Wg liegen (westdeutsches Mittelgebirge). Die letzte Populationskette stimmt am besten im Schlußteil-Repertoire überein, die auf der Iberischen Halbinsel signifikant weniger als die beiden anderen (U-Test, SACHS 1972).

Haupt- und Schlußteil-Repertoire zeigen den Austausch von Individuen und Gesängen an. Man kann sich vorstellen, daß Vögel aus dem skandinavischen Gebiet im Westen bleiben und umgekehrt solche aus dem Westen mit in den Nordosten ziehen und dort ein Revier gründen. Dafür sprechen Ähnlichkeiten im Hauptteil- (Abb. 8/9/11) und Schlußteil-Repertoire (Abb. 18) der niederländischen und norddeutschen-dänischen Populationen. Auch an eine Übernahme der „fremden“ Dialekte während des Winteraufenthaltes wäre zu denken (s. S. 14).

Dahingegen ist das Wg im südlichen Verbreitungsgebiet wohl vermehrt Standvogel (SCHÜZ & MEISE 1968), wenn auch hier ziehende oder verschlagene ♂ auftreten, wie die Dialektmischsänger im spanischen Raum zeigen (S. 14). Das Ausmaß der Umsiedler dürfte jedoch geringer sein als in Mittel- und Westeuropa, wodurch die Isolierung der Populationen noch verstärkt wird und somit die populationseigenen Dialekte erhalten bleiben.

Auffallend ist das Auftreten von 6 für die westliche Region bezeichnenden Schlußteilen in Villablino (S. 17). Zusammen mit der auf S. 12 erwähnten Hauptteil-Ähnlichkeit deutet dies darauf hin, daß Villablino nicht von der Iberischen Halbinsel her, sondern durch westeuropäische Wg besiedelt worden ist.

4.4. Intrapopuläre Variabilität der Wintergoldhähnchen-Populationen

Der stereotype Wg-Gesang mit den populationsspezifischen Eigenheiten läßt sich benutzen, um die intrapopuläre Variabilität verschiedener Populationen zu prüfen. In Anhang II werden die Populationen hinsichtlich einiger Kennzeichen: groß/klein (weniger als 50 Brutpaare, geschätzt), isoliert/nicht isoliert und zentral/peripher eingestuft. Nur die mit Wahrscheinlichkeit zu einer dieser Kategorien gehörenden Populationen werden bei der folgenden Untersuchung berücksichtigt. Die Populationsdichte dürfte sich nur bei einigen Populationen auf die

Variabilität auswirken (s. Anhang II), da in den meisten Aufnahmegeräten die Wg-Revire dicht beieinander lagen.

Zur Ermittlung der Einheitlichkeit im Hauptteil-Repertoire wird bewertet, ob innerhalb einer Population nur ein Hauptteil gesungen wird oder durch ♂ mit abweichendem Hauptteil (Dialektmischsänger) mehrere Hauptteile auftreten.

Die Menge an Schlüsselelementen/Population sagt nicht alleine aus, wie einheitlich die Population singt. Es wurde zusätzlich für jede Population ein Einheitlichkeitswert E nach folgender Formel errechnet:

$$E = \frac{\text{Summe der Schlüsselelement-Häufigkeiten}}{\delta \times \text{Schlüsselelemente/Population}}$$

Die „Schlüsselelement-Häufigkeit“ bezeichnet für jeden Schlüsselelement die Menge der ♂ einer Population, die diesen Schlüsselelement singen.

Beispiel: In einer Population von 10 ♂ treten 10 Schlüsselelementen auf, die auch von allen 10 ♂ gesungen werden. Die Schlüsselelement-Häufigkeit beträgt demnach 10 für jeden Schlüsselelement, die Summe der Schlüsselelement-Häufigkeiten $10 \times 10 = 100$.

$$E = \frac{100}{10 \times 10} = 1$$

Die theoretisch größtmögliche Übereinstimmung einer Population im Schlüsselelement-Repertoire erhält demnach den E-Wert 1. Je mehr sich E dem Wert 0 nähert, umso uneinheitlicher singt die Population. Die E-Werte ergeben also Maßzahlen, die die Uniformität der Populationen im Schlüsselelement-Repertoire anzeigen (der Berechnung liegen nur ♂ mit mindestens 5 erfassten Schlüsselelementen zugrunde). Anhang II stellt die Werte zusammen. Die „Populationen“ Bergenhause, Villablino und Luarca gehen nicht in die Populationsvergleiche mit ein (s. u.).

In den folgenden Mittelwerten drückt sich eine größere Uniformität der großen (-kleinen), weniger deutlich der nicht isolierten (-isolierten) und zentralen (-peripheren) Populationen aus, wenn die Unterschiede auch nicht immer signifikant sind (Hauptteil: Fisher-Test; Schlüsselelemente und E-Wert: U-Test; SACHS 1972).

Groß (9) — klein (9): 1 Hauptteil: 78 % der großen — 22 % der kleinen Populationen ($p = 0,05$); Schlüsselelemente: 20,2 — 24,9 (nicht signifikant); E-Wert: 0,48 — 0,41 ($p = 0,05$).
Nicht isoliert (6) — isoliert (12): 1 Hauptteil: 83 % — 25 % (nicht signifikant); Schlüsselelemente: 22,8 — 24,6 (nicht signifikant); E-Wert: 0,46 — 0,44 (nicht signifikant).
Zentral (10) — peripher (6): 1 Hauptteil: 83 % — 20 % ($p = 0,05$); Schlüsselelemente: 22,8 — 22,7 (nicht signifikant); E-Wert: 0,46 — 0,45 (nicht signifikant).

In Luarca wurden nur 4 vereinzelte Wg angetroffen, die verschiedene Hauptteile sangen, teils aus Sg-Strophern bestehend, und auch fast keine Schlüsselelement-Übereinstimmungen zeigten; daher wurde auf die Ermittlung der Schlüsselelement-Anzahl und des E-Wertes verzichtet. Die deutliche Gesangsverschiedenheit dieser Wg, welche wohl durch die geringe Populationsdichte bedingt ist, unterstreicht zusätzlich die geringere Einheitlichkeit der kleinen, isolierten und peripheren Populationen. Es fällt auf, daß die beiden kleinsten „Populationen“ Bergenhause und Villablino mit je 3 ♂, wo wahrscheinlich auch keine weiteren ♂ vorkamen, im Verhältnis zu anderen kleinen Populationen einen hohen E-Wert aufweisen (0,52 und 0,57). Wie oben erwähnt wurde (S.20), ist der Wg-Gesang gerade am Strophenende besonders anpassungsfähig; die geringe Zahl von ♂ fördert eine gute Angleichung untereinander im Schlüsselelement-Repertoire. Als Sonderfall gehen beide „Populationen“ nicht in die vergleichenden Berechnungen mit ein.

Da die Einflüsse obiger Populations-Kennzeichen auf die meisten Populationen nicht einzeln, sondern als Faktorenkomplex einwirken, wird im folgenden die intrapopuläre Variabilität dreier Populationsklassen verglichen:

- I. große, nicht isolierte Populationen mit Zentrallage (Bolmen, Köln, Offenburg, Neustadt, Bodanrück),
- II. große, isolierte Populationen an der Peripherie des Artareals (Baarn, Soria, La Granja),
- III. kleine, isolierte Populationen an der Peripherie des Artareals (Breda, Tilburg, Brügge, Abbeville, Rouen, Huerta).

Die ermittelten Durchschnittswerte gibt Tabelle 3 an.

Die größte Variabilität stellt man in den kleinen, isolierten Randpopulationen fest: im E-Wert und der Zahl der Hauptteile zeigen sie signifikant geringere Uniformität als jeweils eine der beiden anderen Populationsklassen; auch treten in den kleinen Populationen die meisten

Populationen intra- populäre Variabilität n	große isolierte peripherie	große nicht isolierte zentrale	kleine isolierte peripherie
	3	5	6
Hptt.-Repertoire: Pop. mit nur 1 Hptt.: p:	2	5	0
Schl.-Repertoire: Schl.-Anzahl \bar{x} , (R):	20	21,8 (19–25)	24,3 (18–32)
E-Wert \bar{x} , (R): p:	0,53 (.51–.56)	0,47 (.40–.56)	0,42 (.36–.47)

Tab. 3: Intrapopuläre Variabilität im Hauptteil- (Hptt.) und Schlußteil-Repertoire (Schlt.) von drei Populationsklassen (\bar{x} : Mittelwert, R: Variationsbereich; E-Wert und p: s. Text).

Schlußteile auf. Diese Populationen sind vielerlei Wirkungen unterworfen. Durch die Zugbewegungen in diesen Gebieten bringen viele Wg fremdes Gesangsgut mit und beeinflussen den Gesang der Populationen, sei es, sie ziehen wieder ab, sei es, sie werden in einer Population ansässig. In Populationen mit geringer Individuenzahl dürften sich fremde Einflüsse, Improvisationen der Jungvögel und Lernfehler zudem viel leichter durchsetzen und zum Allgemeingut der Population werden. Ein einheitliches Gesangsrepertoire wird sich daher trotz Isolation nur schwerlich ausbilden und erhalten können.

Die Wirkung dieser Faktoren ist bei den beiden anderen Populationsklassen reduziert. Die großen, isolierten Populationen unterliegen mit Ausnahme von Baarn wohl nur in geringerem Ausmaße Zugbewegungen. Die Größe der Populationen im Zusammenwirken mit der Isolation ergibt eine Vereinheitlichung des Gesangsrepertoires. Abweichungen einzelner ♂ vom ortstypischen Gesang werden sich in einer individuenreichen Population kaum behaupten können. Daher erreichen diese Populationen die höchsten E-Werte und die geringste Schlußteilmenge. Im Hauptteil-Repertoire ist die Soria-Population variabler (4♂ fehlt ein Element) als die beiden anderen und die mitteleuropäischen Populationen. Jedoch darf man bei einer Analyse einer größeren Zahl von Populationen dieser Klasse auch im Hauptteil-Repertoire eine bessere Einheitlichkeit erwarten.

Ursachen solcher Art dürften auch den Gesang der mitteleuropäischen Populationen vereinheitlichen, doch verstärkt sich hier der Zugeinfluß und damit die Einwirkung anderer Dialekte, weshalb diese Populationen in Schlußteil-Anzahl und E-Wert eine intermediäre Stellung einnehmen. Im Hauptteil dagegen finden wir die größte Übereinstimmung, bedingt durch die im kontinuierlich besiedelten Areal begünstigte Ausbreitung und Vereinheitlichung von Gesangsvarianten (S. 20).

Allgemein bemerkt man jedoch eine starke Streuung der Werte innerhalb der Klassen. Beispielsweise ist Köln mit $E = 0,56$ sehr einheitlich, während Bolmen mit $E = 0,42$ und Bodanrück mit $E = 0,40$ weniger uniform singen. Aufgrund der Lage am Alpenrand ist die letztere Population vielleicht besonders vom Wg-Zug betroffen, und das Gesangsrepertoire fremdartigen Dialeteinflüssen ausgesetzt.

Neben den hier diskutierten Faktoren beeinflussen sicher noch andere die Variabilität einer Population, die aber nur schwer faßbar sind (s. auch S. 29).

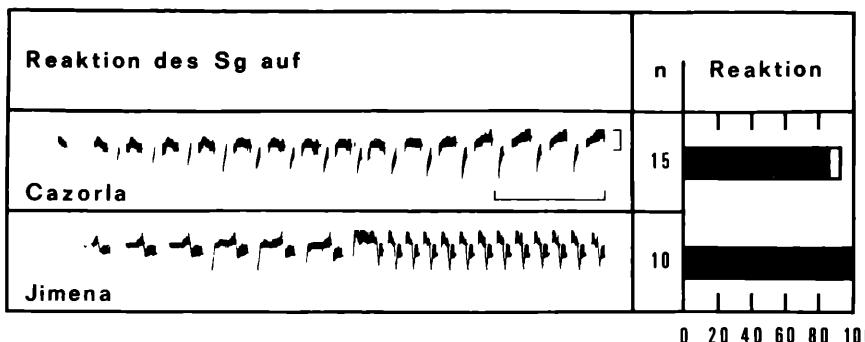


Abb. 20: Reaktion der Bodanrück-Sg auf Sg-Strophen von Cazorla und Jimena. Als Kontrollstrophe diente die Sg-Strophe F vom Bodanrück-Gebiet.

5. Reaktion von Sommer- und Wintergoldhähnchen auf Gesangsvariationen

Mit Klangattrappen-Versuchen war zu klären, inwieweit Wg und Sg die auftretenden Gesangsvariationen noch als arteigene Lautäußerungen erkennen.

Die mitteleuropäischen Sg sprachen kaum schwächer auf die Strophen ihrer südspanischen Artgenossen an (Abb. 20) als auf die Sg-Strophe F von Mitteleuropa. Ebenso gut erkannten die Sg von Jimena, La Granja, Luarca und Pissos die mitteleuropäische Strophe F, welche als Kontroll- und Lockstrophe Verwendung fand (BECKER 1977). Da das Gesangsschema des Sg an allen Aufnahmestellen erhalten ist, bleibt die Erkennbarkeit des Gesanges gewährleistet. Die ortsspezifischen Elementunterschiede spielen für das Gesangserkennen offensichtlich keine große Rolle.

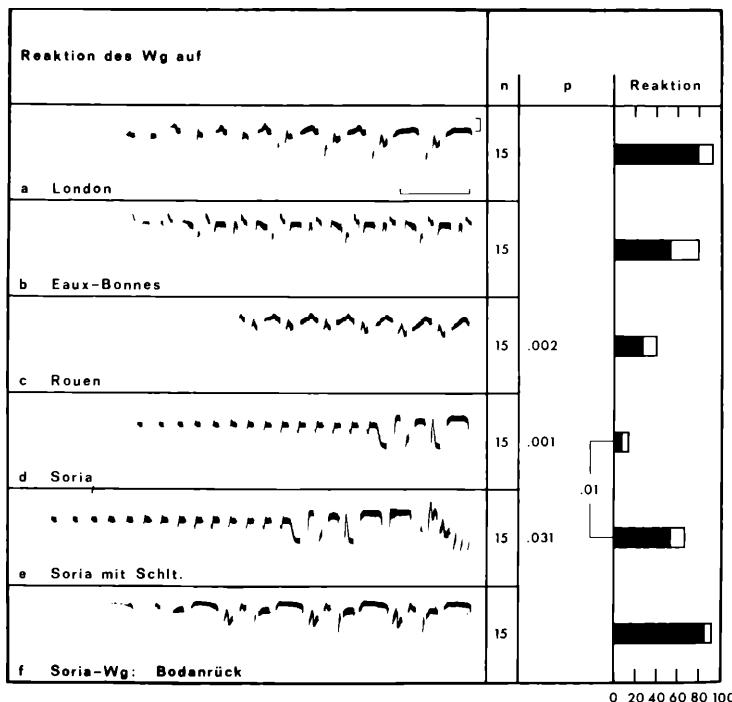


Abb. 21: Wg-Hauptteil-Dialekte und ihre Erkennung durch a-e: Bodanrück-Wg (Kontrollstrophe: Wg-Bodenrück-Hauptteil), e: verbesserte Erkennbarkeit der Soria-Strophe durch den Schlüsse Teil 12, der auch im Bodanrückgebiet häufig ist (Kontrollstrophe: Bodanrück-Gesamtstrophe), f: Reaktion der Wg in Soria auf den Bodanrück-Hauptteil (Kontrollstrophe: Soria-Hauptteil).

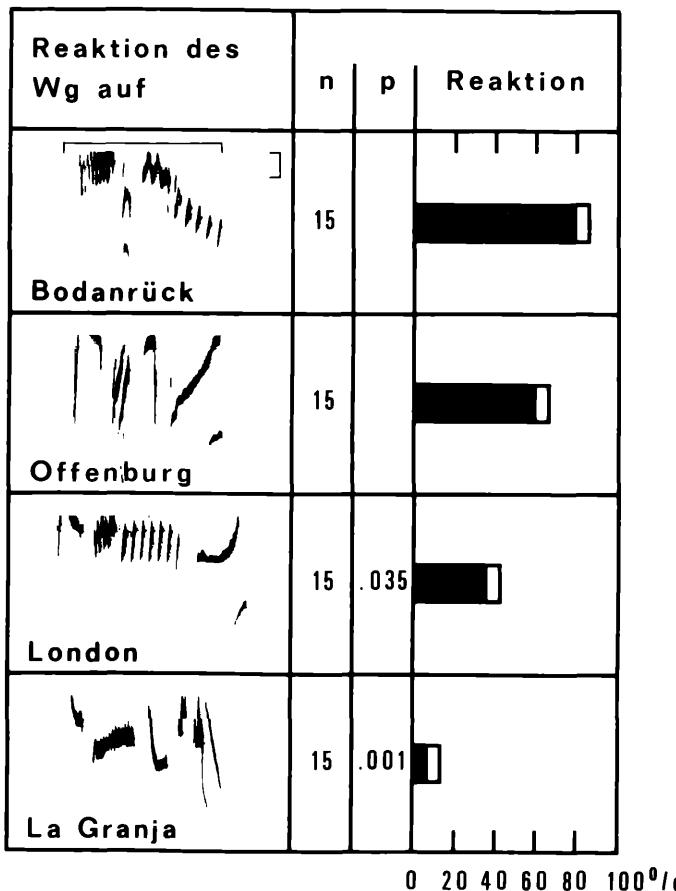


Abb. 22: Reaktion der Bodanrück-Wg auf bekannte (Bodenrück: Schlußteil 12, Offenburg: Schlußteil 5 A) und ungeläufige Schlußteile (London: 2 I, La Granja: 44 D). Die ersten beiden Elemente des Schlußteils 2 I kommen auch in Schlußteilen der Bodanrück-Wg vor. Als Kontroll-Schlußteil diente der Schlußteil 12 (Bodenrück).

Ein entsprechendes Ergebnis zeigt sich für den Hauptteil der Wg-Strophe (Abb. 21): Wenn das für mitteleuropäische Wg ermittelte Gesangsschema verwirklicht ist (BECKER 1976), erkennen die Bodanrück-Wg den Hauptteil auch als arteigen. Die Reaktion lässt umso mehr nach, je stärker die Gesangsstrophen von der mitteleuropäischen Strophe abweichen, d. h. je weniger die Gesangsmerkmale übereinstimmen.

Die London-Strophe (Abb. 21a) wird von fast allen Wg beantwortet. Ihr fehlen zwei Elemente, jedoch ist das lange Element E mit kurzen Elementen und Frequenzwechseln gekoppelt. Weiter vermindert ist die Ansprechbarkeit auf die Eaux-Bonnes-Strophe (Abb. 21b): Frequenzwechsel sind vorhanden, doch es fehlt ein langes Element. Die Strophe von Rouen (Abb. 21c) wird signifikant schlechter erkannt: nur noch zwei Elemente treten auf. Fast nicht mehr reagieren Wg auf den Soria-Hauptteil (Abb. 21d); hier sind im Frequenzbereich wechselnde Elemente nur noch am Strophenanfang als Rest zu finden. Obwohl die Reaktion auf eine Soria-Gesangsstrophe mit dem auch in Mitteleuropa vorkommenden Schlußteil 12 ansteigt ($p = 0,01$, Abb. 21e), bleibt sie dennoch signifikant hinter der Reaktion auf die ortstypische Wg-Strophe zurück. Im Gegensatz dazu reagieren fast alle Wg-♂ von Soria auf den Hauptteil von Mitteleuropa. Trotz ihrer stark veränderten Gesangsstrophe hat sich anscheinend die Ansprechbarkeit auf Frequenzwechsel erhalten, entweder da diese angeboren ist oder aufgrund der am Ende des Soria-Hauptteils noch vorhandenen Elementgruppe.

Die Reaktion der Bodanrück-Wg auf verschiedene Schlußteile zeigt Abb. 22. Je „unbekannter“ ein Schlußteil ist, desto weniger Wg nähern sich der Schallquelle.

Die obigen Versuche machen auch für Goldhähnchen wahrscheinlich, daß das durch Lernen (und/oder genetisch) fixierte Gesangsschema mit der Reaktion der Vögel gekoppelt ist, wie Befunde von HINDE (1958) beim Buchfink, THIELCKE (1972) beim Waldbaumläufer und KREUTZER (1974a, b) beim Zaunkönig nahelegen.

6. Kontrastbetonung oder Kontrastverlust beim Gesang der Zwillingsarten?

Für Kontrastbetonung oder Kontrastverlust bei Vogelgesängen fehlt bisher ein Beweis (THIELCKE 1965, 1969b, 1973). Wenn bei den Goldhähnchen-Gesängen im sympatrischen Areal Kontrastbetonung vorläge, so sollten in allopatrischen Verbreitungsgebieten beide Artgesänge kontrastärmer sein. Die Analyse der Gesangsausprägung im Aufnahmegebiet zeigt jedoch, daß die Charakteristika der Goldhähnchen-Gesänge an allen Aufnahmeorten gewahrt sind: Die Wg-Strophe besteht überall aus Haupt- und Schlußteil; eine phrasenartige Element-anordnung kennzeichnet die Sg-Strophe. Der Wg-Gesang weist im Hauptteil stets in der Frequenz wechselnde Elemente auf, die sich als wichtiges Merkmal herausstellten, an dem Wg und Sg in Mitteleuropa ihre Gesänge unterscheiden (BECKER 1976). In Rouen, vor allem aber in Soria sind die Frequenzwechsel reduziert (Abb. 21 c, d), doch kommen an diesen Orten Wg und Sg sympatrisch vor; wir hätten es hier dann eher mit Kontrastverlust zu tun. In niederländischen, englischen und skandinavischen Wg-Populationen, wo gar keine oder erst einzelne Sg vorkommen, der „Druck der Zwillingsart“ also fehlt, sind die Kennzeichen der Wg-Strophe voll erhalten (Abb. 8 und 9). Das gleiche ist beim Sg-Gesang in den südlichen, allopatrischen Aufnahmegebieten festzustellen (Abb. 3, 5–7). Die dort zu findenden Sg-Strophen mit untergliederten Elementen, deren Teile in der Frequenz versetzt sind (Abb. 3), treten in sympatrischen Populationen ebenfalls auf und sind als dialektartige Varianten des Sg-Gesanges anzusehen (s. auch die gute Reaktion der Sg Mitteleuropas auf diese Strophen, Abb. 20).

Gegen Kontrastbetonung spricht nicht nur die sonagraphische Analyse, sondern auch die Reaktion der Goldhähnchen auf verschiedene Strophen, die bei BECKER (1977) ausführlich dargelegt wird.

7. Erörterung

Geographische Gesangsvariationen sind ein bei Singvögeln weit verbreitetes Phänomen. THIELCKE (1969a, 1970a) gibt zusammenfassende Darstellungen, HARRIS & LEMON (1974) eine Literaturübersicht, der noch weitere Arbeiten, vor allem neueren Datums, zuzufügen wären.

Die für Goldhähnchengesänge festgestellten Dialekte zeigen dem Gartenbaumläufer-Gesang (THIELCKE 1965) entsprechende Verbreitungsmuster. In aufgrund von Biotoplücken isolierten Aufnahmegebieten finden wir — teils drastische (Wg) — Gesangsabweichungen. Beim Wg liegen diese Populationen im westlichen und südlichen Teil Europas, wo die Wg-Hauptteil-Dialekte deutlich regional gegliedert sind, etwa wie beim Orlolan (K. & W. CONRADS 1971). Im geschlossenen Waldareal Mitteleuropas hingegen ist der Gesang konform bis auf Abweichungen im Schlußteil-Repertoire, die in allen aufgenommenen Populationen zu finden sind. Einige Schlußteile sind mosaikartig über das Aufnahmeareal verbreitet. Dialekte im Haupt- und Schlußteil treten unabhängig voneinander auf.

Beim Sg finden sich Gesangsabweichungen nur in den südlichen, isolierten Populationen. Dortige Sg (wie auch Wg) dürften vermehrt Standvögel sein im Gegensatz zu den west- und mitteleuropäischen Sg und Wg, die im Winter abziehen und südliche Regionen aufsuchen (S. 8).

Lernen als Grundlage von geographischen Gesangsvariationen

Die starken Veränderungen im Gesang, die bereits bei eng benachbarten — in einem Falle beim Wg zwischen 15 km entfernten — Populationen auftreten, können am besten durch Lernen erklärt werden, das die Grundlage für die bisher beobachteten Dialekte bei Singvögeln bildet. Das Lernen der Jungvögel von den Altvögeln oder Nachbarn bewirkt

- I. die Konformität der Gesangsform einer Region und ihre Erhaltung,
- II. die Aufnahme von Abweichungen und Änderungen in das Gesangsrepertoire, die durch verschiedene Einflüsse zustande kommen können.

Zu I. Erhaltung einer Gesangsform

Alle bisherigen Versuche mit schallisoliert aufgezogenen Singvögeln erbrachten die mehr oder weniger große Bedeutung des Gesangslernens für diese Arten (KONISHI & NOTTEBOHM 1969; THIELCKE 1970a, 1970c, 1973a) — mit Ausnahme der Singammer (MULLIGAN 1966). Die arteigene und originalgetreue Gesangsstrophe kann sich nur entwickeln, wenn der Jungvogel sie hören und lernen kann. Einige Arten lernen ausschließlich von Vorsängern, zu denen besondere Beziehungen bestehen müssen, andere auch vom Tonband (s. THIELCKE 1970c).

Viele Jungvögel gleichen ihre Gesangsstrophen einander an, wenn sie in Gruppen isoliert aufgezogen werden (z. B. MARLER & TAMURA 1964, THIELCKE 1970c, 1973a, DITTUS & LEMON 1969, GÜTINGER & ACHERMANN 1972). Lernen und Angleichen der Gesangsstrophen an die anderen Vögel der Population (auch KROODSMA 1974) bewirken das einheitliche Repertoire innerhalb eines Gebietes, das über Jahre hinweg konstant bleibt: THORPE (1961), MARLER & TAMURA (1962), THIELCKE (1965, 1974), CONRADS (1966), KREUTZER (1972), BJERKE (1974), GÜTINGER (1974), BECKER (1974), SEIBT (1975) und ROMANOWSKI (1976).

O r t s t r e u e . Eine weitere, für die Konstanz von Lautäußerungen erforderliche Bedingung ist die Ortstreue der ♂. Wenn laufend Austausch von Individuen zwischen den Populationen stattfindet, und diese ständig durchmischt werden, können sich Dialekte nur schwerlich entwickeln und erhalten (große Uniformität des Tannenmeisen-Gesanges: THIELCKE 1973a; Weißkehckammer: LEMON & HARRIS 1974; Sg in West- und Mitteleuropa: s. S. 8 und 9; größere Einheitlichkeit des Wg-Gesanges in Mitteleuropa: s. S. 20). Für Goldhähnchen gibt es leider nur wenige Angaben zur Ortstreue. In Südeuropa sollen beide Arten standorttreu sein; in Mitteleuropa ziehen die Sg ab, die Wg verlassen nur teilweise ihre Brutgebiete („Mischteilzieher“, SCHÜZ & MEISE 1968). Als Anhaltspunkte für Überwinterung mitteleuropäischer Wg im Brutgebiet dienen die vermuteten Winterpaare (GEYR VON SCHWEPPIENBURG 1943) und die Beobachtung eines im September beringten und im Januar im gleichen Gebiet wiedergefangen ♂ bei Jülich (SCHWARTHOFF 1974). Auf Wg-Ortstreue in Mitteleuropa weist ein im September 1972 in Jülich beringtes und dort im April 1974 wiedergefangenes ♂ hin (SCHWARTHOFF 1974). Durch anzunehmende Ortstreue können sich auch in Mitteleuropa populationsspezifische Varianten, vor allem im Schlußteil-Repertoire des Wg, erhalten.

Dialektmischsänger. Die festgestellten Dialektmischsänger legen nahe, daß Geburtsortstreue nicht immer vorliegt. Wenn ein ♂ in einem anderen Dialektgebiet ansässig wird, so verfügen Wg — und andeutungsweise Sg — offenbar über eine Anpassungsfähigkeit, die ♂ ganz oder teilweise die ortstypische Dialektform annehmen lässt (S. 9, 13f., 20). Für Buchfink (THORPE 1961) und Kardinal (DITTUS & LEMON 1969) wird beschrieben, daß sie ihre spätere Gesangsform im ersten Lebensfrühjahr noch verändern und endgültig ausprägen können. K. & W. CONRADS (1971) vermuten den gleichen Lernmodus beim Ortolan. MUNDINGER (1970) ermittelt, daß Flugrufe von Carduelis-Arten bis ins Alter hinein modifizierbar sind und die Paarpartner sich einander anzupassen vermögen. NICOLAI (1973) beschreibt für Viduinen Gesangslernen bis zum 18. Monat. Bei der Amsel weist THIELCKE (1970a) Lernen noch im 4. Lebensjahr nach. Die Schamadrossel lernt bis ins Alter hinein (KNEUTGEN 1969). GÜTINGER (1974) nimmt an, daß Grünlinge mindestens bis zum Abschluß ihres ersten Lebensjahres ihre Gesangsstrophen umbauen können.

Das Alter der Dialektmischsänger-Goldhähnchen ist nicht zu ermitteln. Doch es liegt nahe, auch bei ihnen eine lange Lernfähigkeit zu erwarten, da die Dialekt-Fremdstrophnen oftmals erstaunlich „gut“ sind. Stets werden zumindest Teile des populationstypischen Dialektes übernommen und niemals reine „Fremddialektsänger“ gefunden, wie etwa bei Gartenbaumläufern (THIELCKE 1965: 15 % der ♂) oder selten beim Ortolan (K. & W. CONRADS 1971), bei dem Dialektmischsänger noch ungewöhnlicher sind.

Diese Befunde zeigen, daß fremd singende Wg (und vermutlich auch Sg) ihren Gesang an die ortstypischen Gesangsvarianten anpassen können, die dadurch erhalten bleiben. Eine durch Dialektverschiedenheiten eventuell bedingte Behinderung der Kommunikation wird somit durch die Angleichung der Vögel überwunden.

Zu II. Entstehung von Gesangsvariationen

Wie ein genetisches System kann auch eine tradierte Gesangsform verschiedenartige Veränderungen erfahren.

a) Improvisationen der Jungvögel (DITTUS & LEMON 1969, LEMON 1971, PAYNE 1973, THIELCKE 1973a, KROODSMA 1974, BAPTISTA 1975) und möglicherweise Hör- und Lernfehler können in das zukünftige Repertoire eingebaut werden. Die beim Wg festzustellenden individualtypischen Schlüssesteile (S. 15) wären auf diese Weise zu deuten.

b) Fremddialektsänger dringen in die Population ein und bringen fremde Gesangsanteile mit.

c) Unterbrechung der Tradition. Wenn eine Gruppe von Jungvögeln, deren Gesang noch nicht (vollständig) erlernt und endgültig ausgebildet ist, in ein bisher von der Art unbesiedeltes Gebiet gelangt, kann sie dort wie in Gruppenisolation abweichende Gesangsformen entwickeln (THIELCKE 1970c, 1973b).

Es ist zu erwarten, daß die starken Gesangsabweichungen im Wg-Gesang der westlichen und südlichen Populationen (Abb. 9 und 10) unter solchen Bedingungen durch Lernentzug zustande kamen. Wenn Wg und Sg keine oder nur wenig artgleiche Vorbilder haben, übernehmen sie auch Lautäußerungen anderer Arten, wie Wg- und Sg-Mischsänger deutlich machen (BECKER 1977).

Stark veränderte Gesangsformen werden von den Vögeln der Ursprungspopulation mehr oder weniger gering als Artignal verstanden: sie reagieren teils schwächer, teils kaum noch auf fremdartige Gesangsstrophen (Wg: Abb. 21/22). Über Lernen schnell veränderbares Verhalten könnte als Beschleuniger der Evolution Bedeutung erlangen (THIELCKE 1970c; NICOLAI 1964, PAYNE 1973: „kulturelle Speziation“), wenn es bei sekundärem Zusammentreffen von Populationen als artisolierendes Merkmal wirken und die Anhäufung von weiteren Artunterschieden sichern würde.

d) Kontrastbetonung. Im sympatrischen Areal könnte es theoretisch zu einer Betonung des Kontrastes der Artgesänge von Wg und Sg kommen. In Abwesenheit der Zwillingssart wären dann kontrastärmere Gesänge zu erwarten. Nach Thielcke (1969, 1973) bleibt diese Hypothese für Vogelgesänge noch zu beweisen. Der sonagraphische Vergleich der Wg- und Sg-Gesänge sympatrischer und allopatrischer Gebiete bietet ebenfalls keine Stütze für diese Theorie: An allen Aufnahmeorten findet sich der für Wg und Sg typische Gesangsaufbau (S. 26). Die Gesangsvariationen treten unabhängig von Sympatrie und Allopatrie auf.

e) Ökologische Einflüsse. Der Biotop, seine geographische Lage, Klimabedingungen und Lautäußerungen anderer, den gleichen Lebensraum bewohnender Arten könnten die Ausprägung bestimmter Gesangseigenschaften bestimmen. So konnte NOTTEBOHM (1975) bei der Braunnackenammer Beziehungen zwischen Gesangsmerkmalen und einigen ökologischen Variablen aufzeigen. Bei Rohrsängerarten wiesen JILKA & LEISLER (1974) die Anpassung des Frequenzspektrums an den Lebensraum nach. Für die oft starken Gesangsunterschiede benachbarter Wg- und Sg-Populationen mit häufig gleichartiger Biotopstruktur, gleicher Höhe über dem Meer und ähnlichem Klima kommen derartige Einflüsse des Lebensraumes auf keinen Fall als alleinige Ursachen in Betracht. Vermutlich lassen sich aber auch bei Goldhähnchengesängen Beziehungen des Gesanges zum Lebensraum feststellen; doch ist sicher, daß diese nur sehr schwer erfassbar sind. Wie auch NOTTEBOHM (1975) hervorhebt, wäre dazu ein sehr großes Aufnahmematerial erforderlich, welches weite Entfernung und jeweils mehrere Populationen aus unterschiedlichen Biotopen umfassen müßte.

Die Bedeutung von Isolation, Populationgröße und -dichte

Damit die unter a) und b) geschilderten Einflüsse wirksam werden können, müssen wir Populationen mit geringer Individuenzahl oder eine Reduzierung der Populationsdichte annehmen. Die Isolation von Populationen verstärkt die Effekte von a) und b), für c) ist sie Voraussetzung.

In einer großen Population werden sich Gesangsabweichungen nur schwerlich durchsetzen können: Durch die Masse der Vögel, die sich untereinander angleichen, kommen Gesangsveränderungen nicht zum Durchbruch, und Gesangsfehler werden ausgemerzt. Die großen Wg-Populationen singen sehr einheitlich (S. 22f.). Der unbeschränkt mögliche Austausch von Individuen und Gesängen sowie Zugbewegungen sind als Ursache der Gesangskonformität

zwischen den Wg- und Sg-Populationen im lückenlosen Verbreitungsgebiet anzunehmen. Doch auch mitteleuropäische Wg-Aufnahmegerüste weisen Unterschiede im Gesang auf, nämlich im Schlussteil-Repertoire. Wie könnten sie entstehen?

Aufgrund ihrer Winzigkeit sind Gehähnchen sehr empfindlich gegen Witterungseinflüsse. Vor allem für den Norden des Verbreitungsgebietes kennt man große Verluste zur Zugzeit (Palmgren 1936, Hogstad 1970). In der kommenden Brutperiode wird bei einer stark dezimierten Population das Gesagsrepertoire einiger weniger ♂ mit vielleicht vorhandenen Varianten an die Nachkommen tradiert; auf diese Art könnten sich Dialektänderungen ausbilden. Gerade im Schlussteil-Repertoire finden sich individuelle Variationen und besonders gute Angleichungen der ♂ (S. 20).

In Populationen geringer Größe kann neben den unter a) genannten Einflüssen auch der Gesangsschatz von Fremddialektsängern (b) viel schneller zum Allgemeingut werden als in großen Populationen. Trotz der Angleichung an den ortstypischen Dialekt singen solche ♂ noch artfremde Strophen(teile), die sich in einer kleinen Population mit höherer Wahrscheinlichkeit als in einer großen durchsetzen können. Auf lange Sicht verstärkt die Isolierung der Population die Auswirkungen dieser Vorgänge, da kein Austausch von Gesangsgut mehr stattfindet.

Kleine isolierte Populationen verhalten sich somit bei der Tradierung von erlernten Merkmalen wie bei der Weitergabe von genetischer Substanz. Durch Gendrift kommt es zu Verlust oder Fixierung von einzelnen Genen; die Homozygotie nimmt zu, und der Polymorphismus vermindert sich, wodurch das Entstehen von neuen Anpassungen und Unterschieden zu Populationen im Zentrum des Artareals gefördert wird (MAYR 1967). Die isolierten Randpopulationen zeigen demzufolge untereinander größere Variation als zentrale Populationen. Analoges stellt THIELCKE (1965) für den Gesang der südlichen isolierten Vorkommen des Gartenbaumläufers fest. Anzeichen für stärkere Gesangsabweichungen in isolierten Gebieten finden THORPE (1961) beim Buchfink und LEMON & HARRIS (1974) bei der Weißkehlammer. Die größere interpopuläre Gesangsvariabilität zwischen isolierten Populationen von Wg und Sg ist oben dargelegt (S. 4 ff. und S. 10, 20). Die drastischen Gesangsabweichungen einiger Wg-Populationen sind jedoch nicht allein mit den zuletzt erörterten Vorgängen zu erklären; sie sind eher durch Unterbrechung der Gesangstradition zu deuten (c).

Intrapopuläre Variabilität

Nach MAYR (1967) kann man in der Regel erwarten, daß peripherie, meist isolierte Populationen mit geringen Individuenzahlen wegen des verringerten Polymorphismus weniger intrapopuläre Variation von Merkmalen zeigen als Populationen im Zentrum des Artareals, doch gibt es auch genügend entgegengesetzte Befunde. Ähnlich divergierend stellen sich die Ergebnisse für Vogelstimmen dar.

WARD (1966) findet in einer isolierten Population der Meise *Parus carolinensis* auf geringe Populationsdichte zurückzuführende Uneinheitlichkeit im Gesang. THIELCKE (1965) nimmt für die größere Variabilität einer Population des Gartenbaumläufers geringe Dichte als Ursache an. Bei der Braunackenammer ermittelt NOTTENBOHM (1969), daß hohe Populationsdichten zur Homogenität im Gesangsrepertoire führen. Das gleiche stellen OREJUELA & MORTON (1975) für den Gesang des Weißkopfammerfinken fest. Die großen Wg-Populationen zeigen durchschnittlich geringere Variabilität als die kleinen isolierten Populationen; doch gibt es hier wie dort Populationen mit größerer und geringerer Gesangseinheitlichkeit (S. 22 ff.). Im allgemeinen begünstigen Populationsgröße und -dichte die Einheitlichkeit im Gesangsrepertoire der Wg-Populationen. Die zu beobachtende größere intrapopuläre Variation der kleinen, isolierten Wg-Populationen und andeutungsweise der Sg-Populationen im Süden (S. 5 f.) ergibt sich zum Teil aus dem Einfluß von populationsfremden Gesangsvarianten, die in dialektreichen Gebieten die Populationen umgeben. In Regionen mit einheitlichem Dialekt fällt dieser Einfluß fort.

Im Gegensatz zu den bisher angeführten Arten steigt in Populationen großer Dichte von Singammer (HARRIS & LEMON 1972) und Buchfink (METZMACHER & MAIRY 1972) der Umfang des Populationsrepertoires an.

Die Uneinheitlichkeit dieser Ergebnisse und Vermutungen legt nahe, daß bei jeder Art und jeder Population verschiedenartige Einflüsse in jeweils andersartigen Kombinationen auf das

Gesangsrepertoire einwirken. Dazu zählen der gesangliche Lern- und Anpassungsmodus der Art, ihre „Dispersionscharakteristik“ (K. & W. CONRADS 1971), Ortstreue und Zugeinflüsse, Populationsgröße und -dichte, Isolationsgrad und die Lage der Population.

Biologische Bedeutung von Dialekten?

Viel diskutiert wird die Frage, ob Dialekte eine biologische Funktion zukommt. Die ♂ der meisten Arten, bei denen Dialekte festgestellt wurden, reagieren schwächer auf einen ihnen fremden Dialekt: *C. cardinalis* (LEMON 1967), *Parus major m.* auf die Gesangform von *Parus major decolorans* (THIELCKE 1969b), *Gracula religiosa* (BERTRAM 1970), *Zonotrichia leucophrys* (MILLIGAN & VERNER 1971), *Melospiza melodia* (HARRIS & LEMON 1974), *T. troglodytes* (KREUTZER 1974b), *Parus palustris* (ROMANOWSKI 1976) und das Wg (Abb. 21/22). Je ähnlicher eine Gesangsform der eigenen ist, umso besser wird diese erkannt. Dem Gesangsschema des Wg entsprechende Strophen werden nicht signifikant schwächer beantwortet.

Die Sg sprechen auf Dialekte genauso gut oder kaum schwächer als auf ortstypische Strophen an (Abb. 20). Auch PAYNE (1973) findet bei den nicht mimetischen Strophendialekten der Gattung *Vidua* keine unterschiedliche Beantwortung von populationseigenen und fremden Dialekten. Arten ohne deutliche, erfassbare Variationen im Gesang reagieren auf Strophen von Nicht-Nachbarn sogar stärker: *Seiurus aurocapillus* (WEEDEN & FALLS 1959), *Zonotrichia albicollis* (FALLS 1969), *Passerina cyanea* (EMLEN 1971) und *Melospiza melodia* (LEMON & HARRIS 1974).

Diese Ergebnisse waren Anlaß für verschiedene Hypothesen über die biologische Wirksamkeit von Dialekten.

I. Dialekte dienen der Variabilitätsverminderung des Gesanges

Die Signalfunktion des Gesanges könnte durch Dialekte verbessert werden, indem sie die Gesangsvariabilität in der Population einengen (THIELCKE 1969a, 1970a, NOTTEBOHM 1969, KREUTZER 1972). Der Gesang erfüllt seine biologischen Funktionen jedoch auch bei Arten, die keine merklichen Gesangsvariationen aufweisen. Die Signalwirkung von Lautäußerungen beruht auf deren Unverwechselbarkeit mit Lautäußerungen anderer Arten, mit weiteren Lautäußerungen der eigenen Art und — soweit Individualerkennung verwirklicht ist — mit denjenigen anderer arteigener Individuen. Die Lautäußerungen dürfen nur ein gewisses Ausmaß an Variabilität haben, das nicht zu einer Behinderung der Erkennbarkeit und damit der Kommunikation führt. Ob die notwendige Stereotypie innerhalb verschiedener Populationen einer Art durch die gleichen oder veränderte Gesangsmerkmale (= Dialekte) erreicht wird, ist für die Signalfunktion des Gesanges selbst unerheblich.

Sollten Dialekte die Variation innerhalb der Population einengen, so müßte man außerdem erwarten, daß diese Funktion im gesamten Verbreitungsgebiet gleichermaßen ausgeprägt ist. Wir finden aber bei beiden Goldhähnchenarten eine größere Einheitlichkeit im mitteleuropäischen Raum, während dialektartige Charakteristika in den isolierten Populationen viel deutlicher sind.

II. ♀ bevorzugen ♂ des „eigenen“ Dialektgebietes

KONISHI (1965) stellte fest, daß neben den ♂ des Weißkopfammerfinks auch die ♀ auf den örtlichen Gesangsdialekt geprägt werden; nach Testosteron-Injektion sangen die ♀ den Dialekt ihres Ursprungsgebietes. MILLIGAN & VERNER (1971) fanden stärkere Reaktionen von ♂ und ♀ der gleichen Art auf den lokalen Dialekt. ♂ und ♀ von *Gracula religiosa* (BERTRAM 1970) reagierten heftiger auf ihnen vertraute Lautäußerungen. Diese Befunde veranlaßten NOTTEBOHM (1969, 1970) und MARLER (1970) zu der Hypothese, daß ♀ die ♂ mit dem ortsüblichen Dialekt selektiv bevorzugen könnten und Dialekte auf diese Weise der Vereinheitlichung des lokalen Genbestandes dienten.

Der Beweis für solche Spekulationen steht aus. BAPTISTA (1973) fand beim Weißkopfammerfink, daß ♀ trotz verschiedener Dialekte der Partner verpaart waren. In einer Ortolan-Population war ein Fremddialektsänger in zwei Brutperioden ansässig und verpaart; er machte einen Brutversuch und eine erfolgreiche Brut (K. & W. CONRADS 1971). ♂ und ♀ der Gattung *Vidua* antworten keinesfalls stärker auf den populationseigenen, nicht mimetischen Dialekt (PAYNE 1973).

Beim Wg sprechen die Dialektmischsänger gegen Vermutungen dieser Art: Sie verteidigen in der fremd singenden Population erfolgreich Reviere und haben den Dialekt teilweise angenommen. Man sollte daher erwarten, daß sie auch die gleichen Verpaarungschancen wie „alteingesessene“ ♂ haben (Verpaarung festgestellt bei zwei Dialektmischsänger-Wg und sogar drei Mischsänger-Wg — mit Wg- und Sg-Strophen(teilen) — s. BECKER 1977). Zudem hängt der Verpaarungserfolg eines ♂ wohl auch von anderen Gegebenheiten ab, wie Balzlaute, Balzbewegungen und der Aggressivität des ♂. Bei der Spotted drossel (*Mimus polyglottos*, HOWARD 1974) besteht zwischen dem Umfang des Repertoires, der Güte des Territoriums und dem Verpaarungsdatum der ♂ eine positive Korrelation. Man könnte also auch vermuten, daß ♂ mit mehreren Strophentypen auf ♀ vielleicht noch anziehender wirken. BAPTISTA (1975) bemerkt, daß sich für ein ♂ an einer Dialektgrenze die Verpaarungschancen erhöhen könnten, wenn es fähig ist, beide Dialekte zu singen.

III. Dialekte als Adaptationsverstärker und Biotop-Anzeiger

MARLER & TAMURA (1962) äußern die Vermutung, daß Dialekte die Anpassung an bestimmte Habitate effizienter machen könnten. Da die Braunackenammer (NOTTEBOHM 1969/1970) in Argentinien in verschiedenen Habitaten zu finden ist und populationsspezifische Dialekte hat, ist Nottebohm der Ansicht, daß durch Dialekte der Genfluß an den Populationsgrenzen eingeschränkt und daher eine bessere Anpassung der Populationen an bestimmte ökologische Bedingungen erreicht werden könnte. Der Dialekt würde als Biotop-Kennzeichen dienen. Dialektfremde ♂ würden abgeschreckt, ♀ zögern ♂ des „eigenen“ Dialektgebietes selektiv vor, s. II. Auf diese Weise könnte die Heterogenität der Populationen und die Einheitlichkeit des intrapopularen Genbestandes gefördert werden. OREJUELA & MORTON (1975) schließen sich solchen Annahmen an. Beim Ortolan erwägen K. & W. Conrads (1971) derartige Dialektfunktionen.

Ansätze, die Einwirkung von Dialekten auf Genfluß und genetische Variabilität von Populationen zu prüfen (NOTTEBOHM & SELANDER 1972; BAKER 1975), erbrachten bisher keine eindeutigen Ergebnisse.

Für Goldhähnchen sind meines Erachtens derartige Annahmen unwahrscheinlich. Das Goldhähnchen-Habitat in Mittel- und Westeuropa ist sehr uniform. Trotzdem finden sich im Schlußteil-Repertoire des Wg überall, im Hauptteil-Repertoire in den westlichen isolierten Gebieten deutliche Dialekte. In Spanien singen bereits die Wg-Populationen von Soria und Huerta, nur 15 km entfernt, völlig andere Hauptteile (Abb. 10), obwohl beide Gebiete gleichartig von *Pinus silvestris*-Wältern, gemischt mit *Pinus pinaster*, bewachsen sind.

PAYNE (1973) erwähnt, daß Dialekte obige Bedeutung bei Arten mit einer exklusiven Populationsstruktur haben könnten; für die Gattung *Vidua* trifft dies nicht zu. Wg reagieren zwar schwächer auf fremde Dialekte, es bleibt aber mit HARRIS & LEMON (1974) die Frage zu stellen, ob dies überhaupt von biologischer Folge ist: Die ständige Wiederholung des ortsfremden Gesanges, andere Lautäußerungen und der Anteil von Bewegungsreaktionen am Territorialverhalten werden wahrscheinlich bei einer wirklichen Begegnung mit einem ortsfremden Rivalen die dialektbedingte Reaktionsminderung aufheben. Als Beispiel dafür dienen die Wg-Dialektmischsänger, die in fremdsingende Populationen trotz ihres abweichenden Dialektes eingedrungen sind, erfolgreich Reviere besetzt und den „neuen“ Dialekte zumindest teilweise angenommen haben. Sie zeigen, daß Dialekte nicht unbedingt ausschließend auf umsiedelnde ♂ mit anderem Dialekt wirken. Auch beim Sg gibt es Anzeichen für solche Anpassungsfähigkeit von dialektfremden Umsiedlern. Sg reagieren außerdem gut auf dialektartige Variationen ihrer Strophen.

Für die geographischen Variationen der Goldhähnchengesänge komme ich zu dem Schluß, daß sie als Folge des Gesangslernens aufzufassen sind, durch bestimmte, oben diskutierte Gründe zustande kommen, erhalten werden und unter gewissen Voraussetzungen — wie bei Isolation und Unterbrechung der Tradition — besonders starke Abwandlungen zeigen. Sie erfüllen jedoch vermutlich keine der bislang diskutierten möglichen Funktionen von Gesangs-dialekten.

8. Zusammenfassung

Gesangsaufnahmen von Nord- bis Südeuropa (Abb. 1) ergeben, daß der Gesang von Winter- und Sommergeoldhähnchen (Wg, Sg) geographisch verschieden stark variiert.

Die mehrphasigen Sg-Strophen sind in West- und Mitteleuropa gleichförmig ausgebildet (Abb. 2), während in Südeuropa populationsspezifische Dialekte auftreten (Abb. 3, 4). Die einphrasigen Sg-Strophentypen zeigen Uniformität im gesamten Aufnahmehbereich (Abb. 5, 6). Der Gesang marokkanischer Sg (R. i. laenenii) weicht nicht vom europäischen Gesangsabild ab (Abb. 7).

Der Wg-Gesang weist Dialekte im Haupt- und Schlussteil der Strophe auf, die unabhängig voneinander verbreitet sein können. Im relativ geschlossenen Waldareal Mitteleuropas finden wir einen gleichartig ausgebildeten Hauptteil (Abb. 8), dagegen in den isolierten Wg-Vorkommen West- und Südeuropas starke populationseigene Abwandlungen (Abb. 9, 10). In einigen Populationen kommen Dialektmischsänger vor, die neben einem ortsfremden Hauptteil stets den populationstypischen Dialekt singen, wenn auch manchmal nur als Teil in einer Dialekt-Mischstrophe (Abb. 12, 13). Wie bei anderen Arten ist auch beim Wg am Strophentyp die Gesangspräzisität und die Anpassungsfähigkeit der ♂ besonders gut entwickelt. Jede Population hat eigene, charakteristische Strophenschlußteile, von denen die Mehrzahl im Repertoire mehrerer ♂ auftritt. Schlussteile, die im Gesang der meisten ♂ einer Population vorkommen, werden von den ♂ auch öfter gesungen; das bedingt die Konstanz der Schlussteile über mehrere Jahre. Mit leichten Änderungen können Schlussteile entweder über größere geographische Räume oder regional verbreitet sein wie auch nur in einem Aufnahmegeriet vorkommen (Abb. 14–17). Weit entfernte Populationen teilen nur wenige gemeinsame Schlussteile, während benachbarte gut im Schlussteil—Repertoire übereinstimmen (Abb. 18).

Isolierte Wg-Populationen unterscheiden sich stärker im Gesangsrepertoire als Populationen in Gebieten mit nur wenig siedlungsleeren Räumen (Abb. 11, 19). Große, individuenreiche Wg-Populationen singen durchschnittlich einheitlicher als kleine, isolierte Populationen.

Sg reagieren gut auf Gesangsvariationen (Abb. 20). Wg sprechen auf fremde Dialekte umso besser an, je mehr diese ihrem populationseigenen Gesangsschema entsprechen (Abb. 21, 22). Der stark veränderte Hauptteil der Soria-Wg wird von süddeutschen Wg nicht als arteigen erkannt, während umgekehrt fast alle Soria-Wg auf den süddeutschen Hauptteil reagieren (Abb. 21 d, f).

Kontrastbetonung der Gesänge von Wg und Sg im sympatrischen Areal oder geringerer Kontrast in allopatrischen Gebieten konnten nicht festgestellt werden.

Folgerungen: Auch bei den Goldhähnchen entstehen Gesangsvariationen bei der Tradierung von Gesang und sind unter bestimmten Voraussetzungen (Unterbrechung der Tradition, Isolation, geringe Populationsgröße) besonders deutlich ausgeprägt. Originalgetreues Lernen, Ortstreue, Isolation und Anpassungsfähigkeit fremdsingender ♂ bewirken die Erhaltung eines Dialektes. Die Ausbreitung von Dialekten wird durch zusammenhängende Waldgebiete und lückenlose Verbreitung der Art gefördert. Gesangsänderungen können sich in kleinen, isolierten Populationen leichter durchsetzen als in großen Populationen. Umsiedler, die in ein Gebiet mit „fremdem“ Dialekt verschlagen werden, sind offensichtlich in der Lage, den „neuen“ Dialekt zumindest teilweise zu erlernen (Dialektmischsänger); eine mögliche Behinderung der Kommunikation wird dadurch überbrückt. Goldhähnchen-Dialekten scheint keine der diskutierten biologischen Funktionen zuzukommen.

9. Summary

Geographic variation in the songs of Goldcrest and Firecrest (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*).

Varying degrees of geographical variation are found in the song of the Wg (Goldcrest, *Regulus regulus*) and the Sg (Firecrest, *R. ignicapillus*) when recorded over an area ranging from Southern to Northern Europe (fig. 1).

The multiple-phrase Sg song-types in Western and Central Europe show great similarity (fig. 2), while population-specific dialects occur in Southern Europe (fig. 3–4). The single-phrase Sg song-types are uniform throughout the study area (fig. 5–6). The song-pattern of the Moroccan Sg (R. i. laenenii) does not differ from the European pattern (fig. 7).

Geographical variation is found in both the main and ending parts of the Wg song, but there is no necessary correlation between the type of dialect found in the two parts. The same Wg main-part is found throughout the relatively continuous forest area of Central Europe, whereas major area-specific variation exists in the isolated populations of Western and Southern Europe (fig. 9–10). In some populations males occur with song-dialect combinations, either singing the local dialect plus a foreign dialect or a mixture of the two (fig. 12–13). As in other species the plasticity and adaptability of the song-ending is well developed in Wg. Every population has its own specific repertoire of song-endings. Those song-endings which are held in common by the majority of a population's males are also sung the most often, thus insuring the stability of those endings over a period of many years. Specific song-endings can range throughout a large area, but can also be regionally restricted or even limited to a local population (fig. 14–17). As opposed to neighboring populations which show considerable repertoire overlap, widely separated populations possess only a few song endings in common.

Isolated Wg populations display greater song-repertoire diversity between themselves than populations in more continuously settled areas (fig. 11, 19). Large Wg populations show more song uniformity than small, isolated populations.

Sg's respond well to song variations (fig. 20). The reaction of Wg's to foreign song dialects is correlated to the degree of resemblance between the dialect and the population-specific song (fig. 21–22). The strongly altered main part of the Soria Wg song is not recognized by Wg in Southern Germany, but most Soria Wg males react to the Southern German main part.

In Wg and Sg song, contrast reinforcement in sympatric areas and contrast reduction in allopatric areas could not be determined.

Discussion: In Wg and Sg, song variation occurs due to tradition and can be emphasized under special conditions: interruption of tradition, isolation and small populations. The learning of the original song, Ortstreue, isolation and the adaptability of incoming males possessing different dialects increases the stability of a particular dialect. The expansion of a dialect is furthered by uninterrupted populated areas. Song variations can become established with greater facility in small rather than large populations. Immigrants, which enter an area where a different dialect is used, at least partially learn the new dialect („cultural hybrids“). A possible impediment to communication is thus avoided. Wg and Sg dialects seem to serve no known biological purposes.

10. Literatur

- A lley n , W. F. (1971): Avifauna van Midden-Nederland. • B a k e r , M. C. (1975): Song dialects and genetic differences in White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). Evolution 29: 226–241. • B a p t i s t a , L. F. (1974): The effects of songs of wintering White-crowned Sparrows on song development in sedentary populations of the species. Z. Tierpsychol. 34: 147–171. • — (1975): Song dialects and demes in sedentary populations of the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). Univ. Calif. Publ. Zool. 105: 1–52. • B e c k e r , P. H. (1974): Der Gesang von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*) am westlichen Bodensee. Vogelwarte 27: 233–243. • — (1976): Artkennzeichnende Gesangsmerkmale bei Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). Z. Tierpsychol. 42: 411–437. • — (1977): Verhalten auf Lauteinflüsse der Zwillingssart, interspezifische Territorialität und Habitatansprüche von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). J. Orn. Im Druck. • B e c k e r , P. H., und K. W ü s t e n b e r g (1974): El Reyezuelo Sencillo (*Regulus regulus*) probable nidificador en Soria. Ardeola 20: 375–378. • B e r g m a n n , H.-H. (1973): Die Imitationsleistung einer Mischsänger-Dorngrasmücke (*Sylvia communis*). J. Orn. 114: 317–338. • B e r n i s , F. (1954a): Nota sobre los Reyezuelos („*Regulus*“) en España. Ardeola 1: 118–119. • B e r t r a m , B. (1970): The vocal behaviour of the Indian Hill Myna, *Gracula religiosa*. Anim. Behav. Monographs 3, Part 2: 81–189. • B j e r k e , T. (1974): Geografisk sang variasjon hos Rødingetrost, *Turdus iliacus*. Sterna 13: 65–76. • B o r r o r , D. J. (1967): Songs of the Yellowthroat. Living Bird 6: 141–161. • C o n r a d s , K. (1966): Der Egge-Dialekt des Buchfinken (*Fringilla coelebs*) – ein Beitrag zur geographischen Gesangsvariation. Vogelwelt 87: 176–182. • C o n r a d s , K., & W. (1971): Regionaldialekte des Ortolans (*Emberiza hortulana*) in Deutschland. Vogelwelt 92: 81–100. • D i t t u s , W. P. J., & R. E. L e m o n (1969): Effects of song tutoring and acoustic isolation on the song repertoires of Cardinals. Anim. Behav. 17: 523–533. • E m l e n , S. T. (1971): The role of song in individual recognition in the Indigo Bunting. Z. Tierpsychol. 28: 241–246. • E r v e , van, F. H. (1967): Avifauna van Noord Brabant. • G e y r v . S c h w e p p e n b u r g , H. (1943): Winterpaare bei *Regulus* und *Pyrrhula*? Beitr. Fortpfl. Biol. 19: 19. • G o m p e r t z , T. (1961): The vocabulary of the Great Tit. Brit. Birds 54: 369–418. • G ü t t i n g e r , H. R. (1974): Gesang des Grünlings (*Chloris chloris*): Lokale Unterschiede und Entwicklung bei Schallisolierung. J. Orn. 115: 321–337. • G ü t t i n g e r , H. R., & J. A c h e m a n n (1972): Die Gesangsentwicklung des Kleinstelzchens (*Spermestes cucullata*). J. Orn. 113: 37–48. • H a r r i s , M. A., & R. E. L e m o n (1972): Songs of Song Sparrows (*Melospiza melodia*): Individual variation and dialects. Can. J. Zool. 50: 301–309. • H a r r i s , M. A., & R. E. L e m o n (1974): Songs of song sparrows: reactions of males to songs of different localities. Condor 76: 33–44. • H i n d e , R. A. (1958): Alternative motor patterns in Chaffinch song. Anim. Behav. 6: 211–218. • H o g s t a d , O. (1970): Movements of winter flocks of Goldcrests, *Regulus regulus* (L.). Nytt. Mag. Zool. 18: 33–35. • H o w a r d , R. D. (1974): The influence of sexual selection and interspecific competition on Mockingbird song (*Mimus polyglottos*). Evolution 28: 428–438. • J i l k a , A., & B. L e i s l e r (1974): Die Einpassung dreier Rohrsängerarten (*Acrocephalus schoenobaenus*, *A. scirpaceus*, *A. arundinaceus*) in ihre Lebensräume in bezug auf das Frequenzspektrum ihrer Reviergesänge. J. Orn. 115: 192–212. • K o n i s h i , M. (1965): The role of auditory feedback in the control of vocalization in the White-crowned Sparrow. Z. Tierpsychol. 22: 770–783. • K o n i s h i , M., & F. N o t t e b o h m (1969): Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations. In: R. A. Hinde: Bird vocalizations, 29–48. Cambridge. • K r e u t z e r , M. (1972): Les variations dans les chants territoriaux de *Troglodytes troglodytes* et leurs conséquences comportementales. C. R. Acad. Sc. Paris 275: 2423–2424. • — (1974a): Stéréotypie et variation dans les chants de proclamation territoriale chez le Troglodyte. Rev. Comp. Animal, T. 8: 270–286. • — (1974b): Réponses comportementales de mâles *Troglodytes (Passeriformes)* à des chants spécifiques de dialectes différents. Rev. Comp. Anim., T. 8: 287–295. • K r o o d s m a , D. E. (1974): Song learning, dialects and dispersal in the Bewick's Wren. Z. Tierpsychol. 35: 352–380. • L a n y o n , W. E. (1969): Vocal characters and avian systematics. In: R. A. Hinde: Bird vocalizations: 291–310. Cambridge. • L e m o n , R. E. (1966): Geographic variation in the song of Cardinals. Can. J. Zool. 44: 413–428. • — (1967): The response of Cardinals to songs of different dialects. Anim. Behav. 15: 538–545. • — (1971): Differentiation of song dialects in Cardinals. Ibis 113: 373–377. • L e m o n , R. E., & M. H a r r i s (1974): The question of dialects in the songs of White-throated Sparrows. Can. J. Zool. 52: 83–92. • L u c a n , V., L. N i t s c h e & G. S c h u m a n n (1974): Vogelwelt des Land- und Stadtkreises Kassel. DBV. • M a r l e , J. F. van, & K. H. V o o r u s (1949): Description of a new subspecies of Firecrest, *Regulus ignicapillus laenenius* sp. nov. Ardes 37: 125–127. • M a r l e , P. (1970): A

- comparative approach to vocal learning: Song development in White-crowned Sparrows. *J. Comp. Physiol. Psychol.: Monograph* 71; 2. • Marler, P., & M. Tamura (1962): Song „dialects“ in three populations of White-crowned Sparrows. *Condor* 64: 368—377. • — (1964): Culturally transmitted patterns of vocal behavior in Sparrows. *Science* 146: 1483—1486. • Mauersberger, G., & J. Stübs (1971): Sommergoldhähnchen. In: E. Stresemann, L. A. Portenko & G. Mauersberger: *Atlas der Verbreitung palaearktischer Vögel*, 3. Lieferung. • Mayr, E. (1967): *Artbegriff und Evolution*. Parey, Hamburg und Berlin. • Metzmacher, M., & F. Maury (1972): Variations géographiques de la figure finale du chant du Pinson des arbres, *Fringilla coelebs* L. *Gefaut* (2): 215—243. • Milligan, M., & J. Verner (1971): Interpopulational song dialect discrimination in the White-crowned Sparrow. *Condor* 73: 208—213. • Mulligan, J.A. (1966): Singing behaviour and its development in the Song Sparrow *Melospiza melodia*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 81: 1—76. • Munderinger, P. C. (1970): Vocal imitation and individual recognition of Finch calls. *Science* 168: 480—482. • Neubaur, F. (1957): Beiträge zur Vogelfauna der ehemaligen Rheinprovinz. *Decheniana*, Bonn, 110: 1. • Nicolai, J. (1964): Der Brutparasitismus der *Viduinae* als ethologisches Problem. *Z. Tierpsychol.* 21: 129—204. • — (1973): Das Lernprogramm in der Gesangsausbildung der Strohwitwe *Tetraenura fischeri* Reichenow. *Z. Tierpsychol.* 32: 113—138. • Nottetobohm, F. (1969): The song of the Chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: Description and evaluation of a system of dialects. *Condor* 71: 299—315. • — (1970): Ontogeny of bird song. *Science* 167: 950—956. • — (1975): Continental patterns of song variability in *Zonotrichia capensis*: some possible ecological correlates. *Amer. Nat.* 109: 605—624. • Nottetobohm, F., & R. K. Selander (1972): Vocal dialects and gene frequencies in the Chingolo Sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Condor* 74: 137—143. • Orejuela, J. E., & M. L. Morton (1975): Song dialects in several populations of mountain White-crowned Sparrows (*Zonotrichia albicollis*) in the Sierre Nevada. *Condor* 77: 145—153. • Palmgren, P. (1936): Über den Massenwechsel bei *Regulus r. regulus* (L.). *Orn. Fenn.* 13: 159—164. • Parslow, J. (1973): Breeding birds of Britain and Ireland. T. & A. D. Poyer LTD, Berkhamsted. • Payne, R. B. (1973): Behaviour, mimetic songs and song dialects, and relationships of the parasitic Indigobirds (*Vidua*) of Africa. *Orn. Monogr.* 11: 1—333. • Romanowski, E. (1976): Der Gesang von Sumpf- und Weidenmeise (*Parus palustris* und *Parus montanus*) — Variation, Funktion und reaktionsauslösende Parameter. Dissertation an der Math.-Nat. Fakultät der Universität zu Köln. • Sachs, (1972): Statistische Auswertungsmethoden. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York. • Schirmunski, V. M. (1962): Deutsche Mundartkunde. Akademie-Verlag Berlin. • Schubert, M. (1969): Untersuchungen über die akustischen Parameter von Zilpzalp — Fitis — Mischsängern. *Beitr. Vogelkunde* 14: 354—368. • — (1971): Untersuchungen über die reaktionsauslösenden Signalstrukturen des Fitis-Gesanges, *Phylloscopus trochilus* t. L., und das Verhalten gegenüber arteigenen Rufen. *Behaviour* 38: 250—288. • Schüz, E., & W. Meise (1968): Zum Begriff des Teilziehers. *Vogelwarte* 24: 213—217. • Schwartzhoff, H. (1974): Vögel im Jülicher Land. *Beitr. zur Avifauna des Rheinlandes*, Heft 4. Kilda-Verlag. • Seibt, U. (1975): Instrumentaldialekte der Klapperlerche *Mirafrufuscinnamomea* (Salvadori). *J. Orn.*: 103—107. • Thielcke, G. (1961): Stammesgeschichte und geographische Variation des Gesanges unserer Baumläufer (*Certhia familiaris* und *Certhia brachydactyla* Brehm). *Z. Tierpsychol.* 18: 188—204. • — (1965): Gesangsgeographische Variation des Gartenbaumläufers (*Certhia brachydactyla*) im Hinblick auf das Artbildungsproblem. *Z. Tierpsychol.* 22: 542—566. • — (1966): Die Auswertung von Vogelstimmen nach Tonbandaufnahmen. *Vogelwelt* 87: 1—14. • — (1969a): Geographic variation in bird vocalizations. In R. A. Hinde: *Bird vocalizations*: 311—339. Cambridge. • — (1969b): Die Reaktion von Tannen- und Kohlmeise (*Parus ater*, *P. major*) auf den Gesang nahverwandter Formen. *J. Orn.* 110: 148—157. • — (1970a): Vogelstimmen. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York. • — (1970b): Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen. *Vogelwarte* 25: 204—229. • — (1970c): Lernen von Gesang als möglicher Schriftsteller der Evolution. *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.* 8: 309—320. • — (1973a): Uniformierung des Gesanges der Tannenmeise (*Parus ater*) durch Lernen. *J. Orn.* 114: 443—454. • — (1973b): On the origin of divergence of learned signals (song) in isolated populations. *Ibis* 115: 511—516. • — (1974): Stabilität erlernter Singvogel-Gesänge trotz vollständiger geographischer Isolation. *Vogelwarte* 27: 209—215. • Thielcke, G., & H. (1960): Akustisches Lernen verschiedener schallisolierter Amseln (*Turdus merula* L.) und die Entwicklung erlernter Motive ohne und mit künstlichem Einfluß von Testosteron. *Z. Tierpsychol.* 17: 211—244. • Thompson, W. L. (1970): Song variation in a population of Indigo Buntings. *Auk* 87: 58—71. • Thorpe, W. H. (1961): *Bird-song*. Cambridge. • Ward, R. (1966): Regional variation in the song of the Carolina Chickadee. *Living Bird* 5: 127—150. • Weeden, J., & J. B. Falls (1959): Differential responses of male Ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals. *Auk* 76: 343—351. • Weber, E. (1967): Grundriß der biologischen Statistik. Fischer, Stuttgart. • Zink, G. (1973): Der Zug europäischer Singvögel. I. Lieferung. *Vogelwarte Radolfzell*.

11. Anhang

I. Kurze Charakterisierung der Aufnahmeorte, Zahl der aufgenommenen ♂ und der analysierten Strophen (Str)

Schweden:

Bolmen: Am südschwedischen See Bolmen gelegene große Fichtenwälder.
8 Wg, 154 Str

Dänemark:

Silkeborg: Größere Fichtenbestände zwischen Skanderborg und Silkeborg (Jütland). Die Aufnahmen entstanden 2 km südwestlich von Rye. Trotz Abspielen von Lockstrophern konnten keine Sg gefunden werden. Hansen und Christensen (1970) geben drei Sg-Brutnachweise bis 1968 an.

Sorø: 9 Wg, 184 Str
Kleine Fichtenaufforstungen bei Sorø auf Seeland.
7 Wg, 121 Str

Deutschland:

Bergenhusen: Ein kleiner isolierter Wald bei Bergenhusen in Schleswig-Holstein mit eingesprengten Fichtengruppen.

Celle: 4 Wg, 69 Str

Köln: Trotz vielmaligen Anlockens trafen wir in den großen Kiefernforsten bei Celle nur 1 Wg an. An der Straße nach Mellendorf standen einzelne Fichtengruppen, wo die restlichen Wg aufgenommen wurden. Sg kamen dort nicht vor.

Offenburg: 7 Wg, 125 Str
Ein im Osten der Stadt gelegenes, großes Waldgebiet (Königsforst, hauptsächlich Nadelwald), das übergeht in die Wälder des Bergischen Landes.

Neustadt: 10 Wg, 169 Str 5 Sg, ca. 90 Str
Fichtenwälder am Schwarzwaldrand bei Fessenbach.

Bodanrück: 6 Wg, 123 Str 5 Sg, 60 Str
Fichtenwälder im Südschwarzwald bei Eisenbach.

Bodanrück: 5 Wg, 86 Str 3 Sg, 43 Str
Fichtenwälder im Landschaftsschutzgebiet Bodanrück am westlichen Bodensee.
11 Wg, 178 Str 36 Sg, ca. 500 Str.

Niederlande:

Baarn: Waldgebiet Hooge Vuursche bei Baarn (Fichten). Nordwestlicher Teil eines größeren Wald- und Heidegebietes. Nach Alleyn (1971) besitzen Wg dort eine große Populationsdichte, Sg sollen in bis zu 6 Brutpaaren vertreten sein, von denen keines angetroffen wurde.

Breda: 8 Wg, 138 Str
Waldgebiet Mastbos (Fichten und Kiefern), ca. 30 km nordwestlich von Lage Mierde (Tilburg). Nach Erve (1967) sollen Sg in den Waldgebieten um Breda/Tilburg in ca. 10 Paaren vertreten sein.

Tilburg: 4 Wg, 59 Str 1 Sg, mit Tilburg 45 Str
Waldgebiet Lage Mierde (Fichten und Kiefern) nahe der belgischen Grenze.
5 Wg, 86 Str 2 Sg, Str s. Breda

Belgien:

Brügge: Waldgebiet 5 km östlich von Brügge (jüngere Kiefern und Tannen). Sg stellten wir nicht fest.

Philippeville: 5 Wg, 95 Str
Junger Fichtenbestand ca. 10 km südlich von Philippeville.
8 Wg, 130 Str 6 Sg, 66 Str

Großbritannien:

London: Einzelne Wäldchen in Herfordshire, nordwestlich von London (Aufnahmen von Dr. G. Thielcke, 1971).
7 Wg, 54 Str

Frankreich:

Abbeville: Laubwaldgebiet 15 km nördlich von Abbeville. Die Goldhähnchen besiedelten Fichten- und Tannenalleen inmitten der Laubwälder.
7 Wg, 108 Str 4 Sg, 40 Str

Rouen: Waldgebiet Brotonne, 25 km westlich von Rouen. Große Kiefern- und Laubwälder. In den Kiefernforsten fand sich nur ein geringer Goldhähnchen-Bestand; es wurde 1 Wg

aufgenommen. Die weiteren Tonaufzeichnungen gelangen in einer Fichten- und Tannenaufforstung inmitten großer Laubwälder.

6 Wg, 129 Str 6 Sg, 85 Str

Bar-le-Duc: In dieser Region Nadelwald zu finden, war nicht leicht. Etwa 20 km nordöstlich von Bar-le-Duc nahmen wir Wg und Sg in drei kleinen Fichtenwäldchen (Umkreis von ca. 2 km) auf.

6 Wg, 109 Str 4 Sg, 69 Str

Pissos: Pinus pinaster-Wälder südlich von Bordeaux. Den Verbreitungsangaben gemäß kamen Wg hier nicht vor; 1974/1975 lockten wir stets vergebens.

6 Sg, 74 Str

Eaux-Bonnes: Tannen- und Fichtenwälder im südlichen Vallée d'Osseau bei Gabas, Pyrenäen.
8 Wg, 156 Str 9 Sg, 100 Str

Spanien:

Figueras: 15 km südlich von Figueras bei Bascara gelegener Kiefernwald (vornehmlich *Pinus halepensis*) mit viel Unterwuchs.

5 Sg, 33 Str

Tortosa: Dichte, immergrüne Eichenbüsche 10 km westlich von Tortosa bei Tosca.

9 Sg, 94 Str

Soria: 1) *Pinus silvestris*-Wälder — zum Teil gemischt mit *Pinus pinaster* — bei Abejar, ca. 25 km westlich von Soria in der Sierra de Urbión (nördliche Iberische Kordillere). Die mehr als 800 km² ausgedehnten Wälder erstrecken sich bis in die Provinz Burgos. Wg (ein von Becker und Wüstenberg erstmals beschriebenes Vorkommen (1974)) haben hier eine hohe Populationsdichte, Sg sind selten. Infolge von Viehbeweidung kommt nur stellenweise Unterwuchs hoch.

8 Wg, 172 Str 6 Sg, 164 Str

2) Paß Sta. Ines im nördlichen Teil des Waldgebietes.

2 Wg (182/183, Dialektmischsänger), 29 Str

3) *Pinus pinaster*-Wälder bei Almazan und Hortezuela, ca. 30 km südlich von Soria. Kein Wg- und Sg-Vorkommen.

1 Wg (umherstreifend, Dialektmischsänger; 181), 11 Str

Huerta del Rey: *Pinus silvestris/P. pinaster*-Vorkommen, 15 km westlich des zusammenhängenden Waldgebietes (s. Soria 1). Sg trafen wir nicht an.

7 Wg, 142 Str

Villablino: Isoliertes *Pinus silvestris*-Vorkommen, etwa 15 km südlich von Villablino bei Salientes (2 Wg) und 5 km davon entfernt bei Cuevas del Sil (1 Wg).

3 Wg, 93 Str

Luarca: Große *Pinus pinaster*-Aufforstungen 20 km südlich von Luarca. Sehr dichter Unterwuchs (Genista), hohe Sg-Populationsdichte, Wg waren selten.

4 Wg, 139 Str 6 Sg; 126 Str

La Granja: Große *Pinus silvestris*-Wälder.

8 Wg, 163 Str 8 Sg, 175 Str

Cazorla: Gebirgskiefernwälder der Sierra de Cazorla (*Pinus nigra*).

8 Sg, 150 Str

Jimena: Unterwuchsreiche Körkeichenwälder (*Quercus suber*; Genista, Juniperus, Erica arborea).

12 Sg, 205 Str

M a r o k k o :

Ketama: 1) Zedernwälder (*Cedrus atlantica*) bei Ketama.

5 Sg

2) Unterwuchsreiche Körkeichenwäldchen bei Almetraz, 50 km westlich von Ketama (*Quercus suber*; mit *Quercus ilex*, *Pinus*, *Juniperus*, *Genista*).

4 Sg; mit 1) 145 Str

II. Wg-Populationen, Anzahl der zur Berechnung des E-Wertes (S. 68) herangezogenen ♂, Kennzeichen der Populationen sowie die intrapopuläre Variabilität bezeichnende Werte (Anzahl der Hauptteile, der Schlußteile und E-Wert). Die Population von Luarca hat sehr viele Schlußteile und einen sehr geringen E-Wert.

Wg-Populationen	♂	Populations-Kennzeichen			zentral: z peripher: p	Haupt- teile	Schluß- teile	E-Wert
		groß: + klein: — geringe Dichte: D	isoliert: + nicht isoliert: —					
Bolmen	8	+	—		z	1	25	0,42
Silkeborg	8	+	+		?	2—3	33	0,39
Sorø	7	—	+		?	1	30	0,33
Bergenhusen	3	—	+		?	2	23	0,52
Celle	7	? D?	—		z	1—2	28	0,38
Köln	8	+	—		z	1	19	0,56
Offenburg	6	+	—		z	1	21	0,50
Neustadt	5	+	—		z	1	20	0,49
Bodenrück	11	+	—		z	1	24	0,40
Bar-le-Duc	5	— D	?		?	2	26	0,42
Philippeville	7	—	?		?	1	22	0,45
Baarn	7	+	+		p	1	20	0,51
Tilburg	5	—	+		p	2	22	0,42
Breda	4	—	+		p	2	18	0,46
Brügge	5	—	+		p	2	24	0,47
Abbeville	6	—	+		p	3	25	0,37
Rouen	6	—	+		p	3	25	0,46
London	6	? D?	?		p	2	21	0,38
Eaux-Bonnes	8	? D?	+		?	2	26	0,44
Soria	8	+	+		p	2—3	20	0,56
La Granja	8	+	+		p	1	20	0,52
Huerta	6	—	+		p	3	32	0,36
Villablino	3	—	+		p	1	18	0,57
Luarca	4	— D	+		p	> 3	++	---

Anschrift des Verfassers: Dr. Peter H. Becker, D-7760 Radolfzell-Möggingen, Am Obstberg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [29_1977](#)

Autor(en)/Author(s): Becker Peter Hermann

Artikel/Article: [Geographische Variation des Gesanges von Winter- und Sommergoldhähnchen \(*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*\) 1-37](#)