

King (eds.). *Avian Biology* 1: 57—147. Academic Press, New York. ● Short, L. L. (1971): A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 154: 165—352. ● Simeonow, S. D. (1972—1974): (Ökologische Adaption der Arten aus der Gattung *Sylvia*.) *Godisn. Sofijsk. Univ. Biologo Fakultet* 66: 111—124. ● Stettenheim, P. (1974): The bristles of birds. *Living Bird* 12 (1973): 201—234. ● Storer, R. W. (1960): Adaptive radiation in birds. In: A. J. Marshall (ed.). *Biology and Comparative Physiology of Birds* 1: 15—55. ● Stork, H. J. (1968): Morphologische Untersuchungen an Drosseln. Eine Analyse von Anpassungsstrukturen im Körperbau von sechs europäischen Arten der Gattung *Turdus* L. *Z. wiss. Zool.* 178: 72—185. ● Stresemann, E. (1934): Aves. In: W. Küenthal & Th. Krumbach. *Handbuch der Zoologie*, Bd. 7, 2. Hälfte, Berlin, Leipzig. ● Udvardy, M. D. F. von (1958): Ecological and distributional analysis of North American birds. *Condor* 60: 50—66. ● Winkler, H., & W. J. Bock (1976): Analyse der Kräfteverhältnisse bei Klettervögeln. *J. Orn.* 117: 397—418. ● Wright, S. (1941): The „age and area“ concept extended. *Ecology* 22: 345—347.

Anschrift des Verfassers: Dr. B. Leisler, Vogelwarte Radolfzell, Am Obstberg, D 7760 Moeggingen

Die Vogelwarte 29, 1977, Sonderheft: 153—159

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

## Die Programmierung von Vogelgesängen

Von Gerhard Thielcke

### 1. Die Rolle von Genom und Gedächtnis

Auslöser oder Signale sind Körpermerkmale und/oder Verhaltensweisen, die bei anderen Tieren eine Antwort auslösen (IMMELMANN 1974). Sie treten im Tierreich in allen Sinnesmodalitäten auf und sind in der Regel unter Ausschluß von Lernen genetisch festgelegt. Auch Vogelgesänge und Vogelrufe sind Auslöser (Zusammenfassung: THIELCKE 1970a).

Seit langem ist bekannt, daß viele Singvogel- und Papageien-Arten andere Arten nachahmen können (Zusammenfassung: KOEHLER 1951). Dagegen war bis zu Anfang der 1950er Jahre unklar, ob die nicht von Artfremden übernommenen Anteile des Gesanges<sup>1)</sup> erlernt oder angeboren sind. POULSEN (1951) und THORPE (1954, 1955, 1958) zogen Buchfinken *Fringilla coelebs*, die andere Arten gar nicht oder nur in geringem Umfang nachahmen, akustisch isoliert von Hand auf. Diese Vögel entwickelten einen Gesang, der von den Strophen wildlebender Artgenossen verschieden war. Mit dem Nachweis, daß Teile des Wildgesanges von Individuen der eigenen Art erlernt werden müssen, wurde ein neues Programmier-Verfahren für artspezifische Auslöser aufgedeckt, das nahezu einmalig im Tierreich ist<sup>2)</sup>: Anstelle der wenig stör anfälligen Speicherung der Information im Genom, die jedem Individuum automatisch mitgeliefert wird, kommt nunmehr der persönlichen Erfahrung des Individuums eine entscheidende Bedeutung zu. Ein viel unsicherer Weg, wie uns zunächst erscheinen mag, wenn man an die für einen Auslöser notwendige Uniformität denkt, aber auch ein Weg mit neuen Möglichkeiten. In dieser Arbeit wird aufgezeigt, wie Vögel das evolutionistisch neue Programmier-Verfahren anwenden.

Inzwischen wurden Junge von 27 Singvogel-Arten von erwachsenen Artgenossen akustisch isoliert aufgezogen (Kaspar-Hauser-Versuch) mit nachfolgender spektrografischer Analyse ihres Gesanges. LADE & THORPE (1964) fanden bei fünf Taubenarten, die von artfremden Tauben ausgebrütet und aufgezogen wurden, normale Gesänge. Junge von zwei weiteren

<sup>1)</sup> Mit Gesang ist in dieser Arbeit immer der vor allem während der Fortpflanzungszeit von wildlebenden Männchen vorgetragene Gesang gemeint und nicht der leise Jugendgesang oder die Entwicklungsstufen zwischen Jugendgesang zum voll ausgereiften Gesang.

<sup>2)</sup> Manche Säugetier-Arten scheinen Gesänge ebenfalls lernen zu können (Übersicht bei NOTTEBOHM 1972).

Nonpasseres-Arten wurden ertaubt. Ihr Gesang wurde mit dem von Jungen mit intaktem Gehör verglichen. Zudem gibt es eine Reihe von Ertaubungs-Experimenten an Singvogel-Arten, deren Gesang zusätzlich mit dem Gesang wildlebender Artgenossen verglichen wurde. Diese Arbeiten sind in der folgenden Liste der Kaspar-Hauser-Versuche enthalten; nicht enthalten sind Arbeiten von Autoren, denen es seinerzeit noch nicht möglich war, Klangspektrogramme anzufertigen.

Oscines. Sylviidae: Zilpzalp *Phylloscopus collybita* (unveröffentlicht), Fitis *Ph. trochilus* (SCHUBERT 1971, 1976), Muscicapidae: Amsel *Turdus merula* (E. & I. MESSMER 1956, H. & G. THIELCKE 1960), Paridae: Tannenmeise *Parus ater* (THIELCKE 1973a), Weidenmeise *P. montanus*, Kohlmeise *P. major* (unveröffentlicht), Certhiidae: Waldbaumläufer *Certhia familiaris*, Gartenbaumläufer *C. brachydactyla* (THIELCKE 1970b), Emberizidae: Grauammer *Emberiza calandra*, Rohrammer *E. schoeniclus* (THORPE 1964), Singammer *Melospiza melodia* (MULLIGAN 1966), Weißkopffammerfink *Zonotrichia leucophrys* (MARLER & TAMURA 1962, 1964, MARLER 1970, KONISHI 1965a, KONISHI & NOTTEBOHM 1969), Juncos *Junco phaeonotus*, *J. oreganus* (MARLER, KREITH & TAMURA 1962, KONISHI 1964), *Pheucticus melanocephalus* (KONISHI 1965), Roter Kardinal *Cardinalis cardinalis* (LEMON & SCOTT 1966, DITTUS & LEMON 1969, 1970), *Passerina cyanea* (RICE & THOMPSON 1968, THOMPSON 1966, 1970, 1972). Icteridae: Rotschulterstärbling *Agelaius phoeniceus* (MARLER, MUNDINGER, WASSER & LUTJEN 1972), *Sturnella magna*, *S. neglecta* (LANYON 1957). Fringillidae: Buchfink *Fringilla coelebs* (POULSEN 1951, THORPE 1954, 1955, 1958, NOTTEBOHM 1968, 1970, KONISHI & NOTTEBOHM 1969), Grönling *Chloris chloris* (GÜTTINGER 1964), Estrildidae: Zebrafink *Taeniopygia guttata*, Japanisches Mövchen *Lonchura striata* (IMMELMANN 1967, 1969), Dreifarbiges Papageiamadine *Erythrura trichroa* (GÜTTINGER 1972), Kleinsterchen *Spermestes cucullata* GÜTTINGER & ACHERMANN 1972), Viduinae: Strohvitwe *Tetraena fischeri* (NICOLAI 1973). Nonpasseres. Phasianidae: Haushuhn *Gallus gallus* var. *domesticus* (KONISHI 1963), Columbidae: Lachtaube *Streptopelia risoria* F. & M. E. NOTTEBOHM 1971). LADE & THORPE (1964) haben weitere Taubenarten untersucht, aber keine Klangspektrogramme veröffentlicht.

Die ertaubten Jungen der beiden Nonpasseres-Arten entwickelten Gesang und alle untersuchten Rufe wie hörende. Dagegen war der Gesang von allen Singvogel-Arten nach Angaben der Autoren vom Gesang wildlebender Artgenossen verschieden. Zwei Autoren nehmen dennoch einen vollständig oder fast vollständig angeborenen Gesang an: THORPE (1964) für eine handaufgezogene Rohrammer: „... it produced a song which appeared to be normal in every respect and characteristic of the songs in this part of England.“ MULLIGAN (1966) für die Singammer: „Young birds, deprived from the time of the egg stage of opportunity to hear adult Song Sparrow song, are none theless able to produce an approximately normal song.“ Ob Rohr- und Singammer tatsächlich Ausnahmen von der Regel sind, sollte überprüft werden.

Da der Eindruck des Autors von Ähnlichkeit und Verschiedenheit nicht mit dem der Vögel übereinzustimmen braucht, bietet sich die Anwendung objektiver Methoden an. Eine solche Methode ist das Vorspielen von Kaspar-Hauser-Strophen in den Revieren wildlebender Artgenossen. In dieser Weise wurden bisher nur vier Arten getestet: Fitis (SCHUBERT 1971), Waldbaumläufer, Gartenbaumläufer und Tannenmeise (THIELCKE 1970b, 1973a). Einzelne Kaspar-Hauser-Strophen lösten die vollständige Reaktion aus, andere bei derselben Art überhaupt keine.

Einen Sonderfall stellen die Witwen dar, die über eine einfache angeborene Strophe verfügen und einen großen Teil des Stimmrepertoires ihrer Wirtsvogelart nachahmen (NICOLAI 1964, 1973, PAYNE 1973a, b, 1976).

Aus den Befunden lassen sich die Arbeitshypothesen ableiten: 1. Der Gesang der meisten Nonpasseres ist wie sonst im Tierreich vollständig angeboren. 2. Die Oscines müssen Teile ihres Gesanges erlernen. Diese Aussagen scheinen im Hinblick auf die Nonpasseres gewagt zu sein, weil bisher nur wenige Arten untersucht worden sind. Gestützt wird sie allerdings zusätzlich durch die Tatsache, daß Nonpasseres im allgemeinen Artfremdes nicht nachahmen, auch wenn die Koppelung zwischen Nachahmung von Artfremden und dem Erlernen von Teilen des Arteigenen nicht zwangsläufig zu sein braucht: Der Gartenbaumläufer erlernt Teile seines Gesanges, ahmt aber andere Arten nicht nach. LANYON meinte 1960, es sei paradox, daß Nonpasseres bisher nicht eingehender untersucht worden sind, obwohl ihr Repertoire weniger variabel und ihre Aufzucht vom Ei an leichter ist.

Papageien und Kolibris weichen als Nonpasseres womöglich von der oben angegebenen Regel ab. Für Papageien kann man das aufgrund ihrer guten Nachahmungen artfremder Stimmen annehmen. Inwieweit wildlebende Papageien arteigene Lautäußerungen durch Lernen

modifizieren, ist offenbar unbekannt; wildlebende sollen andere Arten nicht nachahmen (HEINROTH 1924, THORPE 1955, NOTTEBOHM 1972). Anhand der von SNOW (1968) veröffentlichten Spektrogramme vom Gesang des Kolibris *Phaethornis longuemareus* muß man annehmen, daß benachbarte ♂ voneinander lernen.

Besser gesichert ist die verallgemeinernde Aussage: Singvögel müssen Teile ihres Gesanges erlernen, obwohl die Aussagekraft der oben zitierten Arbeiten verschieden ist. Fraglich scheinen mir dagegen Angaben von HEINROTH (1924) und IMMELMANN (1967) zu sein, wonach der Gesang von Singvögeln mit einfachen Strophen mehr angeborene Anteile enthalten soll, als der Gesang von Arten mit komplizierten Strophen. Befunde aus den letzten Jahren am Gartenbaumläufer und Zilpzalp — beide von HEINROTH als Arten mit einfachen Gesängen erwähnt — sprechen gegen diese Annahme.

## 2. Erlernen von arteigenem Gesang

Auf Vogeljunge stürmen viele akustische Eindrücke ein. Die meisten davon sind für sie ohne Bedeutung, einige wenige haben für sie Auslöser-Funktion. Darüber hinaus müssen Singvogel-Junge die für sie richtigen Stimmen zum Erlernen aus einem riesigen Angebot auswählen. Anderenfalls besteht die Gefahr, daß der erlernte Gesang für Artgenossen unverständlich wird. Schon durch den Bau und die Funktionsweise der Sinnesorgane und/oder der neuralen Verarbeitung findet bei jeder Art eine Reduzierung der Schalleindrücke auf bestimmte Tonhöhenbereiche statt (z. B. SCHWARTZKOPFF 1955, KONISHI 1970). Das Problem der Reizüberflutung ist damit aber nur zu einem kleinen Teil gelöst. Wie einzelne Arten damit fertig werden, wird in den nächsten Abschnitten geschildert.

### 2.1. Junge erkennen arteigenen Gesang an bestimmten Parametern

Buchfink *Fringilla coelebs*: Der Gesang handaufgezogener Buchfinken ist vom Gesang wildlebender verschieden (Literatur S. 154). Wenn Jungen der Gesang wildlebender Artgenossen während der sensiblen Phase vom Tonband vorgespielt wird, erlernen sie Teile davon (THORPE 1958). KONISHI & NOTTEBOHM (1969) haben das besonders deutlich an einem Jungvogel gezeigt. Auch artfremden Gesang, nämlich den Gesang des Baumpiepers *Anthus trivialis*, hat ein Buchfink vom Tonband erlernt (THORPE 1958).

Weißkopffammerfink *Zonotrichia leucophrys*: Einzelnen oder in Gruppen isoliert aufgezogene ♂ singen anders als wildlebende. Handaufgezogene lernen in der sensiblen Phase vom Tonband vorgespielte arteigene Strophen, aber keine artfremden, gleichgültig, ob die artfremden alleine oder im Wahlversuch mit arteigenen angeboten wurden (MARLER 1970, weitere Literatur S. 154).

Roter Kardinal *Cardinalis cardinalis*: Der Gesang handaufgezogener ♂ unterscheidet sich vom Gesang wildlebender ♂. Handaufgezogene ♂ und ♀ erlernen arteigene Tonbandstrophen (DITTUS & LEMON 1969).

Amsel *Turdus merula*: Wildlebende und einzeln aufgezogene ♂ singen verschieden. Handaufgezogene lernen sowohl arteigene wie artfremde Tonband-Strophen, wobei artfremde möglicherweise schwerer erlernt werden. Wildlebende und handaufgezogene ♂ können auch noch nach ihrer ersten Gesangsperiode neue Strophen erlernen (E. & I. MESSMER 1956, H. & G. THIELCKE 1960, THIELCKE 1970c).

Deutung der Befunde: Der isoliert aufgezogene Weißkopffammerfink unterscheidet arteigene Strophen wildlebender ♂ von artfremdem Gesang, obwohl er arteigene Wildstrophen ohne Vorbild nicht produzieren kann. Danach muß man annehmen, daß arteigene Wildstrophen angeborenermaßen an bestimmten Parametern erkannt werden. Entsprechendes gilt vermutlich auch für die übrigen drei hier abgehandelten Arten. Nur fehlt bei ihnen der Wahlversuch zwischen arteigenem und artfremdem Gesang.

### 2.2. Junge erlernen arteigenen Gesang von persönlich Bekannten

Gimpel *Pyrrhula pyrrhula*: Eine spektrografische Analyse des Gesanges handaufgezogener Gimpel steht aus. Junggimpel werden während des Heranwachsendens mit ihren sozialen und sexuellen Handlungen normalerweise auf ihre arteigenen Eltern geprägt. In Gefangenschaft findet diese Prägung ebenfalls statt. Werden die Jungen von Kanariern *Serinus canaria* oder vom Menschen aufgezogen, erlernen sie deren Gesang bzw. dessen vorgepiffene Melodien. ♂ lernen immer vom „Vater“, ♀ vom „Vater“ oder von ihrem ersten Gatten (NICOLAI 1959).

Zebrafink *Taeniopygia guttata* und Japanisches Mävchen *Lonchura striata*. Der Gesang handaufgezogener ♂ ist anders als der von Wildvögeln. Jeweils von der anderen Art aufgezogene Junge erlernen bevorzugt den Gesang des Pflegevaters, auch wenn arteilene alte ♂ im selben Raum anwesend sind. Ohne persönliche Beziehungen zu einem ♂ erlernen Junge im Wahlversuch bevorzugt arteilene Gesangsteile. Dasselbe Ergebnis tritt ein, wenn persönliche Bindungen zu einem artgleichen und zu einem artfremd singenden ♂ bestehen (IMMELMANN 1967, 1969).

Strohvitwe *Tetraenura fischeri*: Die Witwenvögel ahmen Stimmen ihrer Wirtsart nach, in deren Nester sie ihre Eier legen. Daneben verfügen sie über arteilene angeborene Strophen. Die Strohvitwe erlernt im Versuch die Strophen ihrer Wirtsvogelart von den Pflegeeltern und von fremden Individuen der Wirtsart. „Die erlernten Wirtsvogelstrophen werden am Gesang adulter Artgenossen überprüft und ergänzt.“ (NICOLAI 1964, 1973, weitere Angaben über Witwenvogel-Stimmen: PAYNE 1973a, b, 1976).

Deutung der Befunde: Für alle vier Arten sind persönliche Bindungen für das Erlernen ihres Gesanges von großer Bedeutung. Zebrafink, Japanisches Mävchen und Strohvitwe haben zusätzlich Kenntnis von Parametern des arteilenen Gesanges. Vermutlich gilt das auch für den Gimpel.

### 2.3. Junge erlernen arteilenen Gesang von „anonymen“ Artgenossen

Garten- und Waldbaumläufer *Certhia brachydactyla* und *C. familiaris*: Handaufgezogene singen anders als wildlebende. Wildlebende reagieren auf den Gesang handaufgezogener weniger als auf Wildgesang oder gar nicht. Wildlebende Gartenbaumläufer ahmen andere Arten nicht nach. Manche wildlebende Waldbaumläufer erlernen Strophen oder Strophenteile des Gartenbaumläufers. Handaufgezogene Baumläufer erlernen Gesang nicht vom Tonband. Sie erlernen aber Strophen von handaufgezogenen adulten Vorsängern, und zwar Gartenbaumläufer auch dann, wenn die den Vorsänger nur hören, aber nicht sehen können (THIELCKE 1970b, 1972). In weiteren unveröffentlichten Versuchen wurden diese Angaben bestätigt.

Deutung der Befunde: Die beiden Baumläuferarten erlernen ihre Strophe von Artgenossen, Waldbaumläufer zum Teil auch vom Gartenbaumläufer. Dabei ist das Erkennen des Artgenossen der erste Schritt. Offensichtlich stellt der Jungvogel dann eine Verbindung her zwischen dem Artgenossen, von dem er zu lernen hat, und dem Gesang, den dieser singt. Erst dann erkennt er dessen Gesang. Woran er den Artgenossen erkennt, ist nicht bekannt. Sicher ist nur, daß er den Artgenossen akustisch erkennen kann, wahrscheinlich an dessen Rufen. Vermutlich spielen die Rivalenrufe, die angeboren sind, dabei eine Rolle.

### 2.4. Alte lernen arteilenen Gesang von Alten

Es gibt mindestens einen Beweis dafür, daß ein wildlebender Vogel nach der ersten Gesangsperiode einen Strophenteil von einer anderen Art erlernt hat (THIELCKE 1970c). Ob von wildlebenden Altvögeln auch arteilener Gesang ins eigene Repertoire übernommen werden kann, ist ungewiß, aber für einige Arten anzunehmen, für andere aufgrund von Laboruntersuchungen auszuschließen. Vermutlich spielt diese Form des Lernens für den arteilenen Gesang eine untergeordnete Rolle.

## 3. Stammesgeschichte des Erlernens von Auslösern

Zur besseren Übersicht bezeichne ich die bekannten, in Abschnitt 2 behandelten Programmier-Verfahren für die Gesangsmotorik der Jungvögel mit A bis D:

A = Die Motorik ist rein genetisch festgelegt (S. 153).

B = Die Motorik wird zum Teil erlernt. Das Gesangsvorbild ist der arteilene Gesang, der an bestimmten Parametern erkannt wird (Abschnitt 2.1.).

C = Die Motorik wird zum Teil erlernt, das Gesangsvorbild ist in der Regel der Gesang des eigenen Vaters. Zusätzlich sind dem Jungvogel bestimmte Parameter des arteilenen Gesangs angeboren (Abschnitt 2.2.).

D = Die Motorik wird zum Teil erlernt. Vorbild ist ein anonymer Artgenosse, der allein akustisch — vermutlich an arteilenen Rufen — erkannt werden kann (Abschnitt 2.3.).

Das Verfahren A ist stammesgeschichtlich wahrscheinlich am ältesten. Am ähnlichsten zu Verfahren A ist Verfahren B. B setzt voraus, daß der Gesang der meisten Wildvögel die

angeborenermaßen fixierten Parameter enthält. Vermutlich sind die Parameter, woran Wildvögel Wildgesang erkennen, andere als die, woran Junge angeborenermaßen Wildgesang erkennen. Sicher ist jedenfalls, daß der Gesang von handaufgezogenen nicht alle oder gar keine Parameter enthält, an denen Wildvögel Wildgesang erkennen (THIELCKE 1970b, 1973a). Sicher ist weiterhin, daß Wildvögel Wildgesang in verschiedenen Populationen, die wir zu einer Art rechnen, an verschiedenen Parametern erkennen können (BECKER 1977).

Das Verfahren C ist auf Arten mit engen sozialen Bindungen beschränkt. Es hat sich offenbar über Verfahren B entwickelt, denn Verfahren C enthält auch Verfahren B.

Das Verfahren D ist vermutlich eine Weiterentwicklung der Programmierung über Verfahren B. Es könnte bei Arten notwendig sein mit großen Unterschieden zwischen dem Gesang von Wildvögeln und von handaufgezogenen Vögeln. Das ist allerdings nur eine Vermutung. Die Befunde am Weißkopffammerfinken sprechen eher gegen diese Deutung (MARLER 1970).

#### 4. Uniformität des erlernten Gesangs und Tradition

Die ♂ mancher Singvogelarten singen sehr gut übereinstimmend (Beispiele: Weißkopffammerfink, Gartenbaumläufer). Die Gesänge sind also über Lernen ebenso gut einheitlich zu machen — wenn die Auslöserfunktion das erfordert — wie rein genetisch programmierte Gesänge. Zur Verhinderung einer uferlosen Aufsplitterung verschiedener Populationen ist eine gut funktionierende Tradition Voraussetzung. Andererseits steht die Möglichkeit offen, die Tradition zu durchbrechen, wenn Jungvögel mit noch nicht fixiertem Gesang in bisher von ihrer Art nicht besiedelte Gebiete kommen. Auf diese Weise kann ein wesentlicher Schritt für eine schnelle Artaufspaltung gemacht werden (THIELCKE 1970b, 1973a, b).

#### 5. Die Reaktion auf arteilgenen erlernten Gesang

Bisher wurde hier nur über die erlernte Motorik des Gesanges diskutiert, nicht aber aufgrund welcher Informationen der Empfänger auf den erlernten Gesang anspricht. Arten nach dem Programmierverfahren B reagieren möglicherweise angeborenermaßen auf Wildstrophen, ohne zusätzlich lernen zu müssen. Arten, die nach Verfahren D lernen, werden wahrscheinlich darauf geprägt, auf die erlernte Strophen zu reagieren. An Waldbaumläufer-Mischsängern konnte das nachgewiesen werden (THIELCKE 1972). Über die Reaktion der ♀, die mit dem Gesang ebenfalls angesprochen werden, liegen nur wenige Angaben vor (THIELCKE 1970a, PAYNE 1973b).

#### 6. Das Erlernen von Auslösern als Prägungsphänomen

Als Prägung bezeichnen wir eine Sonderform des Lernens, die obligatorisch für alle Individuen ist. Die Kriterien der Prägung sind nach LORENZ (1935, 1937):

- a) Das Lernen ist auf eine bestimmte Altersstufe während der ontogenetischen Entwicklung beschränkt.
- b) Das Lernen beschränkt sich auf überindividuelle Merkmale.
- c) Das Zielobjekt wird zu einer Zeit festgelegt, in der die dazugehörige Reaktion noch nicht ausgebildet ist.
- d) Die Prägung ist irreversibel.

Nicht alle neuen Befunde passen in dieses Schema (BUCHHOLTZ 1973). Im Hinblick auf das Erlernen des eigenen Gesangs sind die Kriterien a, c und d in der Regel erfüllt. Ob nur überindividuelle Merkmale erlernt werden, ist bisher nicht nachprüfbar, weil wir nicht wissen, welche Gesangsteile für den Vogel überindividuell und welche individuell sind. Dennoch scheint es mir berechtigt zu sein, das Erlernen der Gesangsmotorik und das Erlernen, darauf zu reagieren, als Prägung zu bezeichnen.

#### 7. Warum wurde ein neues Programmierverfahren „erfunden“?

Soweit bekannt, können unter den Vögeln nur Singvögel, Papageien und wahrscheinlich Kolibris nachahmen. Die Mehrzahl der zu dieser Gruppe gehörenden Arten lebt in unübersichtlichen Lebensräumen, und vermutlich haben sich alle drei Gruppen auch stammesgeschichtlich im Wald und in ähnlichen Biotopen entwickelt. In einem unübersichtlichen Lebensraum sind Lautäußerungen als Verständigungsmittel besser geeignet als optische Signale, weil Schall um

die Ecke geht. Man kann deshalb einen Selektionsdruck auf die Entwicklung von mehr und differenzierteren akustischen Signalen pro Art annehmen. Mehr Lautäußerungen setzen eine höhere Leistungsfähigkeit der anatomischen Strukturen voraus, und die könnten wiederum die Lernfähigkeit begünstigen. So könnte man sich das Erlernen von Gesang als eine vom Biotop verursachte Entwicklung vorstellen.

Die bei vielen Arten zu beobachtende große Mannigfaltigkeit des Gesanges ließe sich dann als ein weiterer Evolutionsschritt verstehen, der durch die Selektion der Weibchen entstanden sein könnte, ähnlich wie die Schautellungen, -bewegungen und sogar Bauten mancher Arten bei der Balz. Daß die Weibchen das Erlernen von Gesang direkt erzwungen haben, ist ebenfalls denkbar (zusammenfassende Diskussion bei NOTTEBOHM 1972).

## 8. Summary

1. The learning of motor patterns of an species-specific releaser (song) in the animal kingdom is almost exclusively limited to birds.
2. At least 25 out of 27 Oscine-species that have been studied learn parts of their species-specific song.
3. Both of the two studied species of non-passeres develop normal songs and calls, even if they are deafened and so without the possibility of learning and with no acoustic self-control.
4. Four methods are known by which birds learn the motor pattern of their species-specific song:
  - A. The motor patterns are based completely inborn.
  - B. The motor patterns are partly learned. The song-model is the species-specific song, which is recognised by special parameters.
  - C. The motor patterns are partly learned. The song-model is generally the father's song. In addition the young bird has an inborn knowledge about special parameters of its species-specific song.
  - D. The motor patterns are partly learned. The model is an anonymous conspecific, which may be recognised only acoustically.

## 9. Literatur

- Becker, P. H. (1977): Geographische Variation des Gesanges von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). Vogelwarte 29: 1—37. ● Buchholz, Ch. (1973): Das Lernen bei Tieren. Gustav Fischer, Stuttgart. ● Dittus, W. P. J., & R. E. Lemon (1969): Effects of song tutoring and acoustic isolation on the song repertoires of Cardinals. Anim. Behav. 17: 523—533. ● Dies. (1970): Auditory feedback in the singing of Cardinals. Ibis 112: 544—548. ● Güttinger, H. R. (1972): Zur Ethologie der Papageiamadinen. In: V. Ziswiler, H. R. Güttinger & H. Bregulla: Monographie der Gattung *Erythrura*. Bonn. Zool. Monogr. 2: 120—158. ● Ders. (1974): Gesang des Grünlings (*Chloris chloris*). Lokale Unterschiede und Entwicklung bei Schallisolation. J. Orn. 115: 321—337. ● Güttinger, H. R., & J. Achermann (1972): Die Gesangsentwicklung des Kleinststerchens (*Spermestes cucullata*). J. Orn. 113: 37—48. ● Heinroth, O. (1924): Lautäußerungen der Vögel. J. Orn. 72: 223—244. ● Immelmann, K. (1967): Zur ontogenetischen Gesangsentwicklung bei Prachtfinken. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Göttingen 1966, Zool. Anz. 30. Suppl.: 320—332. ● Ders. (1969): Song development in the Zebra Finch and other Estrildid Finches. In: R. A. Hinde: Bird Vocalizations. Cambridge University. ● Ders. (1974): Wörterbuch der ethologischen Fachausdrücke. In: Verhaltensforschung. Kindler Verlag Zürich. ● Koehler, O. (1951): Der Vogelgesang als Vorstufe für Musik und Sprache. J. Orn. 93: 3—20. ● Konishi, M. (1963): The role of auditory feedback in the vocal behavior of the Domestic Fowl. Z. Tierpsych. 20: 349—367. ● Ders. (1964): Effects of deafening on song development in two species of Juncos. Condor 66: 85—102. ● Ders. (1965a): The role of auditory feedback in the control of vocalization in the White-crowned Sparrow. Z. Tierpsych. 22: 770—783. ● Ders. (1965b): Effects of deafening on song development in American Robins and Black-headed Grosbeaks. Z. Tierpsych. 22: 584—599. ● Ders. (1970): Comparative neurophysiological studies of hearing and vocalizations in songbirds. Z. vergl. Physiologie 66: 257—272. ● Konishi, M., & F. Nottebohm, (1969): Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations. In: Hinde: Bird vocalizations; 29—48. Cambridge University press. ● Lade, B. I., & W. H. Thorpe (1964): Dove songs as innately coded patterns of specific behaviour. Nature 202: 366—368. ● Lanyon, W. E. (1957): The comparative biology of the meadowlark (*Sturnella*) in Wisconsin. Public. of the Nuttall Orn. Club, No. 1. ● Ders. (1960): The ontogeny of vocalizations in birds. In: W. E. Lanyon and W. N. Tavolga: Animal sounds and communication. American Institute of Biological Sciences, publ. No. 7: p. 321—347. ● Lemon, R. E. (1975): How birds develop song dialects. Condor 77: 385—406. ● Lemon, R. E., & D. M. Scott (1966): On the development of song in young Cardinals. Canad. J. Zool. 44: 191—197. ● Lorenz, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. Orn. 83: 137—213, 289—413. ● Ders. (1937): Über die Bildung des Instinktbegriffes. Naturw. 25: 289—300, 307—318, 325—331. ● Marler, P. (1970): A comparative approach to vocal learning: Song development in White-crowned Sparrows. J. comp. Physiol. Psychol. Monogr. 71: 1—25. ● Marler, P., M. Kreith & M. Tamura (1962): Song development in hand-raised Oregon Juncos. Auk 79: 12—30. ● Marler, P., P. Mundinger, M. S. Waser & A. Lütjen (1972):

Effects of acoustical stimulation and deprivation on song development in Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). Anim. Behav. 20: 586—606. ● Marler, P., & M. Tamura (1962): Song „dialects“ in three populations of White-crowned Sparrows: Condor 64: 368—377. ● Dies. (1964): Culturally transmitted patterns of vocal behavior in Sparrows: Science 146: 1483—1486. ● Messmer, E. (1956): Die Entwicklung der Lautäußerungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel (*Turdus merula merula* L.) unter natürlichen Bedingungen und nach Einzelaufzucht in schalldichten Räumen. Z. Tierpsychol. 13: 341—441. ● Mulligan, J. A. (1966): Singing behavior and its development in the Song Sparrow *Melospiza melodia*. Univ. Calif. Public. Zool. 81: 1—76. ● Nicolai, J. (1959): Familientradition in der Gesangsentwicklung des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula* L.). J. Orn. 100: 39—46. ● Ders. (1964): Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. Z. Tierpsych. 21: 129—204. ● Drs. (1973): Das Lernprogramm in der Gesangsausbildung der Strohvitwe *Tetraenura fischeri* Reichenow. Z. Tierpsych. 32: 113—138. ● Nottebohm, F. (1968): Auditory experience and song development in the Chaffinch *Fringilla coelebs*. Ibis 110: 549—568. ● Ders. (1970): Ontogeny of bird song. Science 167: 950—956. ● Ders. (1972): The origins of vocal learning. Amer. Natur. 106: 116—140. ● Nottebohm, F. & M. (1971): Vocalizations and breeding behaviour of surgically deafened Ring Doves (*Streptopelia risoria*). Anim. Behav. 19: 313—327. ● Payne, R. B. (1973a): Behavior, mimetic songs and song dialects and relationships of the parasitic indigobirds (*Vidua*) of Africa. Ornith. Monogr. 11. ● Ders. (1973b): Vocal mimicry of the Paradise Whydahs (*Vidua*) and response of female Whydahs to the songs of their hosts (*Pytilia*) and their mimics. Anim. Behav. 21: 762—771. ● Ders. (1976): Song mimicry and species relationships among the West African Pale-winged Indigobirds. Auk 93: 25—38. ● Poulsen, H. (1951): Inheritance and learning in the song of the Chaffinch (*Fringilla coelebs* L.). Behaviour 3: 216—228. ● Rice, J. O'H., & W. L. Thompson (1968): Song development in the Indigo Bunting. Anim. Behav. 16: 462—469. ● Schubert, M. (1971): Untersuchungen über die reaktionsauslösenden Signalstrukturen des Fitis-Gesanges, *Phylloscopus t. trochilus* (L.), und das Verhalten gegenüber arteigenen Rufen. Behav. 38: 250—288. ● Ders. (1976): Das akustische Repertoire des Fitislaubsängers (*Phylloscopus t. trochilus*) und seine erblichen und durch Lernen erworbenen Bestandteile. Beitr. Vogelkde. 22: 167—200. ● Snow, D. W. (1968): The singing assemblies of Little Hermits. Living bird 7: 47—55. ● Thielcke, G. (1970a): Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen. Vogelwarte 25: 204—229. ● Ders. (1970b): Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 8: 309—320. ● Ders. (1970c): Vogelstimmen. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. ● Ders. (1972): Waldbaumläufer (*Certhia familiaris*) ahmen artfremdes Signal nach und reagieren darauf. J. Orn. 113: 287—296. ● Ders. (1973a): Uniformierung des Gesangs der Tannenmeise (*Parus ater*) durch Lernen. J. Orn. 114: 443—454. ● Ders. (1973b): On the origin of divergence of learned signals (songs) isolated populations. Ibis 115: 511—516. ● Thielcke, H. & G. (1960): Akustisches Lernen verschieden alter 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. (1966): Song variation in a population of Indigo Buntings, *Passerina cyanea*. Amer. Zool. 6: 550. ● Ders. (1970): Song variation in a population of Indigo Buntings. Auk 87: 58—71. ● Ders. (1972): Singing behavior of the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Z. Tierpsych. 31: 39—59. ● Thorpe, W. H. (1954): The Process of song-learning in the chaffinch as studied by means of the sound spectrograph. Nature 173: 465—475. ● Ders. (1955): The analysis of bird song with special reference to the song of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*). Acta XI congressus internationalis ornithologici, Basel 1954. ● Ders. (1958): The learning of song patterns by birds, with special reference of the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. Ibis 100: 535—570. ● Ders. (1964): The isolate song of two species of *Emberiza*. Ibis 106: 115—118.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gerhard Thielcke, Vogelwarte Radolfzell, Am Obstberg, D 7760 Möggingen

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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\\_SH](#)

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

Artikel/Article: [Die Programmierung von Vogelgesängen 153-159](#)