

# DIE VOGELWARTE

## BERICHTE AUS DEM ARBEITSGEBIET DER VOGELWARTEN

Fortsetzung von: DER VOGELZUG, Berichte über Vogelzugforschung und Vogelberingung

BAND 29

HEFT 4

DEZEMBER 1978

*Die Vogelwarte 29, 1978: 235—253*

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Köln  
(I. Lehrstuhl) und dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,  
Vogelwarte Radolfzell

### Der Gesang von Sumpf- und Weidenmeise (*Parus palustris* und *Parus montanus*) — Variation und Funktion

Von Eva Romanowski

#### Inhalt

	Seite
1. Einleitung . . . . .	235
2. Material und Methode	236
3. Sumpfmeise . . . . .	238
3.1. Beschreibung der Lautäußerungen	238
3.2. Jahreszeitlich verschiedene Reaktionen auf einige Klangattrappen	242
3.3. Reaktion auf anhaltendes Vorspiel	244
3.4. Dialekte	244
3.4.1. Beschreibung von Dialekten . . . . .	244
3.4.2. Reaktionen auf eigenen und auf fremden Dialekt	245
3.4.3. Entstehung von Dialekten	247
4. Weidenmeise	248
4.1. Beschreibung des Gesangs	248
4.2. Beschreibung der Rufe	249
5. Diskussion	250
6. Zusammenfassung	252
7. Summary	252
8. Literatur	252

#### 1. Einleitung

Sumpf- und Weidenmeise sind Zwillingarten. Obwohl beide Spezies in vielen Gebieten sympatrisch vorkommen, ist bisher nur ein Mischpaar bekannt geworden (DHONT & HUBLÉ 1969). Dem Beobachter fallen besonders Unterschiede zwischen den Lautäußerungen der beiden Arten auf (KLEINSCHMIDT 1897, STRESEMANN 1919, FEHRINGER 1922, MAYR 1928, VOIGT 1933, RINGLEBEN 1937, AMANN 1954, THÖNEN 1962, LUDESCHER 1973). LUDESCHER vermutet, daß die genetische Isolierung der beiden Arten durch diese Unterschiede aufrechterhalten wird.

In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, wie sich der Gesang der beiden Arten unterscheidet. Dazu war zunächst die Erfassung der Gesangs-Variation notwendig. Die große Variation bei der Sumpfmeise und die geringe Variation bei der Weidenmeise führte zu der Frage, ob die Sumpfmeise verschiedene Strophentypen für verschiedene Funktionen verwendet. Die hier angeschnittenen Probleme machten die Kenntnis der reaktionsauslösenden Parameter des Gesangs wünschenswert. Untersuchungen über diese Parameter bildeten den zweiten Teil der Arbeit (Manuskript).

## 2. Material und Methode

Im folgenden wird für die Sumpfmeisen die Abkürzung Sm, für die Weidenmeisen Wm gebraucht. Sm und Wm werden unter dem Namen „Graumeisen“ zusammengefaßt (Schwarz 1948).

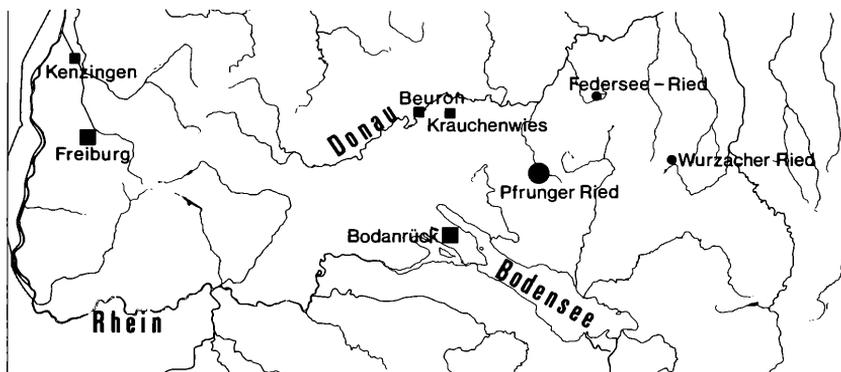
Der Gesang von Sm und Wm ist in Strophen gegliedert, die durch längere Pausen voneinander getrennt sind. Die Strophen bestehen aus Elementen mit viel kürzeren Pausen zwischen den Elementen als zwischen den Strophen. Elemente sind Gesangsteile, die nicht durch Pausen unterbrochen sind. Strophen, die gleiche bzw. ähnliche Elemente in gleicher Reihenfolge enthalten, lassen sich zu Strophentypen zusammenfassen. Die 37 Strophentypen der Sm (gegen nur 4 der Wm) können nach dem Gehör drei Strophenklassen zugeordnet werden: Zu Klasse I gehören alle Strophen, die aus einer Reihung gleicher, sehr einfacher Elemente bestehen; nach ihrem gleichmäßigen, klappernden Klang werden sie Klapperstrophen genannt. Zu Klasse III gehören alle Strophen, die mindestens ein Element enthalten, das in kurzer Zeit mehrfach zwischen Frequenzanstieg und -abfall wechselt, so daß es im Klangspektrum zickzackförmig aussieht. Zu Klasse II/IV gehören alle anderen Strophen.

Der Gesang von Sm und Wm wurde im Freiland studiert, und zwar in folgenden Zeiträumen: Sm: März—April 1970, März 1971, Januar—Mai 1973, Januar—Mai 1974, Januar—April 1975; Wm: März—Mai 1973, März—April 1974, Februar—April 1975. Die meisten Untersuchungen befaßten sich mit den Sm. — Tonbandaufnahmen aus folgenden Gebieten (Abb. 1) wurden ausgewertet: Sm: Bodanrück (westlicher Bodensee) 57—59 Sm, Freiburg 38 Sm, Kenzingen (zwischen Freiburg und Offenburg) 22—24 Sm, Beuron (bei Sigmaringen) 18—19 Sm, Krauchenwies (bei Sigmaringen) 9 Sm, Wittental (bei Freiburg) 3 Sm, Tübingen 2 Sm, Plitvice (Jugoslawien) 2 Sm; Wm: Federsee-Ried (Oberschwaben) 17 Wm, Wurzacher Ried (Oberschwaben) 12 Wm, Pfrunger Ried (Oberschwaben) 7 Wm.

Die Tonbandaufnahmen wurden mit einem NAGRA III-Gerät (Kudelski) und einem dynamischen Mikrofon DP 4/X (Grampian) gemacht. Zum Abschirmen vor Nebengeräuschen und zur Verstärkung diente ein Parabolreflektor (Grampian) mit 60 cm Durchmesser. Für die Aufnahmen wurden die Graumeisen ♂ angelockt und zum Singen angeregt, indem Gesang von Artgenossen vorgespielt wurde. Die Reaktion auf Tonband-Vorspiel glich der auf den Gesang eines Rivalen: Im allgemeinen kam das revierbesitzende ♂ näher und begann zu singen. Oft war der Antwort-Gesang dem vorgespielten besonders ähnlich. Deswegen wurden jedem einzelnen ♂ möglichst mehrere verschiedene Gesänge von Artgenossen vorgespielt, um ihm damit unterschiedliche Gesänge zu entlocken.

Mit dem Sonographen 6061 A (Kay-Electric) wurden Klangspektrogramme angefertigt (Bandbreite „wide“ 300 Hz, Frequenzbereich 85 Hz—8 kHz). Alle aufgenommenen verschiedenen Strophentypen von jeder Sm bzw. Wm wurden spektrographiert. Für die Wiedergabe in den Abbildungen wurden die Originalspektrogramme mit schwarzer Tusche auf transparenter Folie durchgezeichnet.

Die gesangliche Reaktion von Sm auf Artgesang wurde durch Vorspielen von Klangattrappen getestet. Jeder dieser Versuche bestand aus folgenden Abschnitten: 60 sec Vorkontrolle (ohne Vorspiel), 77 sec Test-Vorspiel, 90 sec Pause, 77 sec Kontroll-Vorspiel (Klapperstrophen). Diese Tests wurden in



Sm ■ Aufnahmen  
■ Tests und Aufnahmen

Wm • Aufnahmen  
● Tests und Aufnahmen

Abb. 1: Lage der Hauptgebiete, in denen Tonbandaufnahmen gemacht oder Tests mit Klangattrappen durchgeführt wurden.

den Monaten Januar—Mai an Sm auf dem Bodanrück und in Freiburg durchgeführt. Getestet wurde mit vier verschiedenen Sm-Strophen. — Von allen Klangattrappen wurden außer Klangspektrogrammen auch Oszillogramme angefertigt. Mit einer Polaroidkamera wurden die stehenden Bilder vom Schirm abfotografiert. Abb. 8 zeigt Ausschnitte aus Originalfotos.

Anfertigen von Klangattrappen: Als Teststrophen wurden einige der aufgenommenen Sm-Strophen ausgesucht: die Strophen I (Klasse I), II und IV (Klasse II/IV) und III (Klasse III) (Abb. 8). Die Strophen I, II und III waren von Sm auf dem Bodanrück gesungen worden, die Strophe IV in Freiburg. Von den Teststrophen wurden Tonbandschleifen mit etwa 4 sec Pause zwischen Strophenende und -anfang angefertigt. Auf jedes Versuchs-Tonband wurde als Test-Teil eine solche Schleife 77 sec lang überspielt, das waren jeweils 15 Strophen. Als Kontrollstrophe diente in allen Fällen die Sm-Klapperstrophe I. In gleicher Weise wie für die Tests wurden auch für die Kontrollen jeweils 15 Strophen auf die Versuchs-Tonbänder überspielt. Für die 90 sec Pause zwischen Test und Kontrolle wurde nicht bespieltes Band zwischen Test- und Kontroll-Band eingefügt. Die maximale Lautstärke war bei Test- und Kontrollstrophen immer gleich.

Vorspielen von Klangattrappen: Das Tonbandgerät wurde in einem Sm-Biotop auf den Boden gestellt, und zwar dicht an einen kleinen Baum oder Strauch. So hatten reagierende Vögel die Möglichkeit, sich auf Ästen nahe dem Lautsprecher niederzulassen. War während der 60 sec Vorkontrolle (ohne Vorspiel) Sm-Gesang zu hören, wurde der Versuch abgebrochen. Sonst folgte das Abspielen des Versuchs-Tonbandes. Der Beobachter stand 15—20 m vom Lautsprecher entfernt. Dadurch sollte verhindert werden, daß die Vögel zu sehr vom Beobachter beeinflusst wurden. Außerdem war es so möglich, durch Vergleich mit dem Abstand zwischen Beobachter und Lautsprecher, den Abstand zwischen reagierendem Vogel und Lautsprecher gut abzuschätzen. Keiner Sm wurde ein Test-Vorspiel mehrfach vorgespielt. Im gleichen Revier wurden nur manchmal verschiedene Tests durchgeführt. Zwischen zwei Tests im gleichen Revier wurde immer eine Pause von mindestens 14 Tagen eingehalten. Auf diese Weise wurde eine Gewöhnung der Vögel an ein Vorspiel vermutlich ausgeschaltet.

Auswertung der Versuche: Registriert wurde bei jedem Versuch, ob eine Gesangsreaktion auf Test und/oder Kontrolle stattfand, die Klasse der ersten Antwort-Strophe, die kürzeste Entfernung einer reagierenden Sm vom Lautsprecher, die Anzahl der Vorspiel-Strophen bis zur ersten Antwort-Strophe. Ausgewertet wurden nur die Versuche, bei denen auf den Test, auf die Kontrolle oder auf Test und Kontrolle Gesangsreaktion festgestellt wurde. Annäherung ohne Gesang kam nur sehr selten vor. Nur in den Fällen wurde das Ergebnis „keine Gesangsreaktion auf den Test“ gewertet, in denen auf die Kontrolle Gesangsreaktion zu beobachten war. Die Pause zwischen dem Test- und dem Kontrollvorspiel war dabei wichtig, denn es kam öfter vor, daß die Gesangsreaktion auf das Testvorspiel erst in der Pause erfolgte.

Ein Maß für die relative Häufigkeit von Gesangsreaktionen auf eine Test-Reihe ist  $H = \frac{x}{n} \cdot 100\%$ .  $x$  ist die Anzahl der Versuche mit Gesangsreaktion auf den Test,  $n$  ist die Gesamtanzahl der auswertbaren Versuche. Die relative Reaktions-Häufigkeit  $H$  ist also der Prozentsatz der auswertbaren Versuche, bei denen Gesangsreaktion auf den Test festgestellt wurde. Die Annäherungs-Häufigkeit und die Häufigkeit von ersten Antwort-Strophen der drei Klassen werden als Prozentsätze der Versuche mit Gesangsreaktion auf den Test ausgedrückt.

Die statistische Sicherung der Versuchs-Ergebnisse wurde mit dem  $\chi^2$ -4-Felder-Test oder dem Fisher-Test zweiseitig geprüft (Sachs 1971). Drei Stufen der statistischen Sicherung werden genannt:  $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$ ,  $p < 0,001$ .

Herrn Prof. Dr. Dr. H. ENGLÄNDER und Herrn Dr. G. THIELCKE, die mich in das Arbeitsgebiet einführen und immer wieder Anregungen gaben, möchte ich herzlich danken. Herr Prof. Dr. A. EGELHAAF (Universität Köln) und Herr Dr. H. LÖHRL (Vogelwarte Radolfzell) stellten mir dankenswerterweise Arbeitsplätze zur Verfügung, und die Max-Planck-Gesellschaft unterstützte mich mit einem Doktorandenstipendium. Herrn Dr. G. THIELCKE verdanke ich viele der Tonbandaufnahmen. Beim Fotografieren der Abbildungen half mir freundlicherweise Herr K. WÜSTENBERG.

Versuche zur Methode der Attrappenversuche. Zahlreiche variable Faktoren können bei diesen Freiland-Versuchen nicht kontrolliert werden. Das Alter der getesteten Vögel ist unbekannt, ihr genaues Stadium im Brutzyklus, ihre Stimmung und andere Daten, die vielleicht wichtig sind für das Auslösen von Gesangsreaktionen und auch für die Art solcher Reaktionen. Wie weit verfälschen die nicht kontrollierten variablen Größen in den Versuchen die Ergebnisse? Dieser Frage wurde durch Auswertung der Vorspiel-Versuche mit den Teststrophen I, II und III auf dem Bodanrück nachgegangen. Diese Versuchsreihen wurden ausgewählt, weil ihre Versuchsanzahlen besonders groß waren.

In statistischen Vergleichen wurden die Ergebnisse der beiden Versuchsjahre 1973 und 1974 gegeneinandergestellt, außerdem die Ergebnisse der am Vormittag durchgeführten Versuche und der vom Nachmittag ab 12 Uhr (Abb. 2). Die Ergebnisse vom Januar und die vom Mai wurden getrennt untersucht, weil zum Teil Unterschiede zwischen den Versuchsergebnissen verschiedener Monate festzustellen waren (Abb. 8). Ein Vergleich zwischen den Ergebnissen verschiedener Jahre sowie auch der verschiedenen Tageszeiten zeigt nur wenig statistisch gesicherte Unterschiede. Nie waren Unterschiede in der relativen Reaktions-Häufigkeit gesichert. Über Ursachen der Differenzen zwischen den beiden Jahren oder zwischen den Tageszeiten lassen sich nur Vermutungen anstellen.

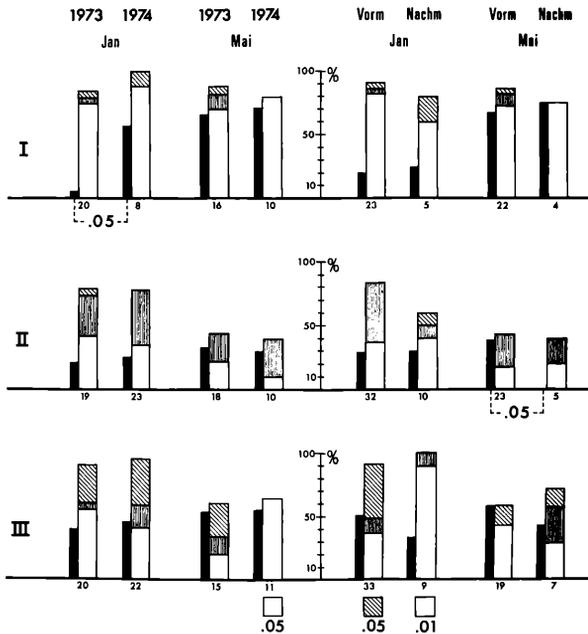


Abb. 2: Reaktion von Sm auf dem Bodanrück auf die Teststrophen I, II und III im Januar und im Mai (s. auch Abb. 8). — Statistisch verglichen werden jeweils die Ergebnisse der Jahre 1973 und 1974 sowie vom Vormittag und vom Nachmittag (ab 12 Uhr); nur wenige dieser Unterschiede sind gesichert. Den Darstellungen der Versuchsergebnisse liegen wie in Abb. 8 folgende Zeichen zugrunde: Die breiten Säulen geben die relative Reaktions-Häufigkeit an. Die drei verschiedenen Muster darin bezeichnen die Klassen der ersten Antwort-Strophen: weiß — Klasse I, fein längs gestreift — Klasse II/IV, grob quer gestreift — Klasse III. Unter den Säulen ist jeweils die Anzahl der Versuche angegeben. Die schmalen schwarzen Säulen geben den Prozentsatz der reagierenden Sm an, die sich dem Lautsprecher auf mindestens 20 m genähert haben. Statistisch gesicherte Unterschiede sind auf drei Arten dargestellt: Unterschiede in der relativen Reaktions-Häufigkeit — durchgezogene Linien, Unterschiede in der Annäherungs-Häufigkeit — gestrichelte Linien, Unterschiede in der Häufigkeit von ersten Antwort-Strophen der einzelnen Klassen — Kästchen mit dem Muster der gesichert häufigeren Strophenklasse. Der gesichert unterschrittene p-Wert ist jeweils angegeben; dargestellt sind die Stellen nach dem Komma (z. B. .01 für  $p < 0,01$ ).

### 3. Sumpfmeise

#### 3.1. Beschreibung der Lautäußerungen

Die Haupt-Gesangszeit der Sm liegt zwischen Januar und Mai (STEINFATT 1938, MORLEY 1953, LUDESCHER 1973). Von Juni bis Dezember sind sie nur vereinzelt zu hören (MORLEY 1953, LUDESCHER 1973). Nur Anfang Juni singen sie nach dem Ausfliegen der Jungen für wenige Tage wieder häufig, vor allem am ersten Tag nach dem Ausfliegen (LUDESCHER 1973).

**Strophenaufbau:** Der Sm-Gesang kann viele verschiedene Ausprägungen haben. Jeweils mehrere Strophenformen werden schon von VOIGT (1906), MORBACH (1940) und MORLEY (1953) lautmalend beschrieben. Klangspektrogramme unterschiedlicher Strophenformen sind bei THIELCKE (1970a) und LUDESCHER (1973) zu finden. Bekannt sind vor allem die „Klapperstrophen“ (KLEINSCHMIDT 1897, VOIGT 1906, FEHRINGER 1922, SCHÜZ 1925, K. HEINROTH 1952, THÖNEN 1962, LUDESCHER 1973), das sind die Sm-Strophen, die aus einer Reihung gleicher Elemente bestehen. Andere Sm-Strophen bestehen aus Wiederholungen von zwei Elementen. Bei nur 7 % der aufgenommenen Sm stellte ich auch Strophen mit noch mehr verschiedenartigen Elementen fest.

Sm-Strophen sind etwa 1,5 sec lang. Die Tonhöhe liegt hauptsächlich im Bereich 2,5—8,0 kHz. (Der Sonograph zeichnet Frequenzen nur bis zu 8 kHz auf. Deswegen wurden zur Kontrolle einige Strophen mit halber Geschwindigkeit auf den Sonographen überspielt, so daß auch höhere Frequenzen aufgezeichnet wurden.) Strophen der häufigsten Typen sind in Abb. 3 dargestellt. Insgesamt ergaben sich 37 Strophen Typen; 19 davon wurden von mindestens zwei Vögeln gesungen, 11 von mindestens fünf und 6 von mindestens zehn Vögeln.

**Intraindividuelle Variation:** Von 148 einzeln aufgenommenen Sm sangen 91 einen Strophentyp, 33 zwei, 20 drei, 3 vier und 1 fünf Strophentypen. Wahrscheinlich haben viele in der kurzen Aufnahmezeit nicht ihr gesamtes Repertoire vorgetragen, obwohl versucht wurde, sie zum Singen verschiedener Strophen anzuregen (s. S. 236). — Singen die Sm verschiedene Strophentypen, so werden die Strophen nicht in zufälliger Reihenfolge aneinandergereiht: Die Vögel wiederholen meist viele Male Strophen eines Typs, bevor sie zu einem anderen übergehen. Bei solchen Übergängen können Mischstrophen aus beiden Typen vorkommen (Abb. 4). Mischstrophen sind auch schon VOIGT (1906) und MORBACH (1940) aufgefallen. — Innerhalb eines Strophentyps ist die Variationsbreite beim Individuum gering. Beim einzelnen Vogel kann die Anzahl der Elemente pro Strophe und damit die Strophenlänge etwas schwanken. Vergleicht man Spektrogramme von Strophen eines Typs, so zeigt sich im allgemeinen, daß die intraindividuelle Variation geringer ist als die interindividuelle (Abb. 5).

**Von Gesang begleitetes Verhalten:** Wie bei vielen wildlebenden Singvögeln singen auch bei den Sm wohl nur die ♂. Zur Haupt-Gesangszeit, Januar bis Mai, ist „Frühgesang“ ausgeprägt. Das ♂ fliegt unmittelbar nach Verlassen des Schlafplatzes zu einer erhöhten Singwarte und wechselt diese während der morgendlichen Frühgesangsserie höchstens ein- oder zweimal; 10—35 min lang singen die revierbesitzenden Sm-♂ im Wechsel; dabei liegen die Singplätze so, daß sich möglichst viele ♂ gleichzeitig hören können (LUDESCHER 1973). Auch im weiteren Verlauf des Tages kann man öfter Sm-Gesang hören. Allerdings schätzt JOURNAL

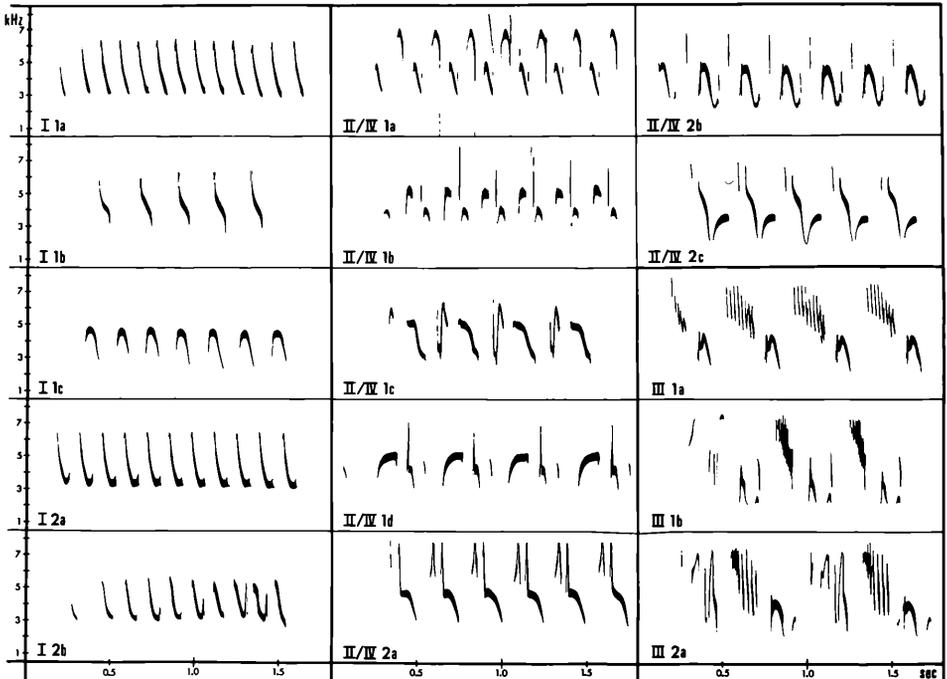


Abb. 3: Sm-Strophen der häufigsten Strophentypen. — Die römischen Zahlen geben die Strophentypen an, zusammen mit den arabischen Zahlen kennzeichnen sie Gruppen ähnlicher Strophentypen, und beide Zahlenarten zusammen mit den Buchstaben benennen die einzelnen Strophentypen.

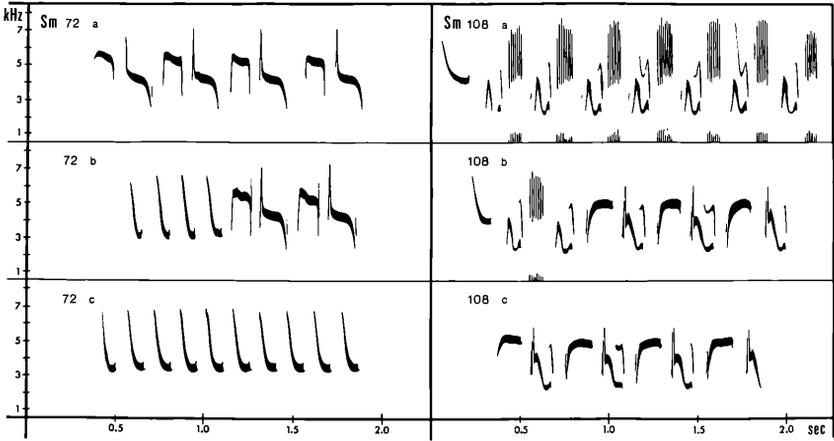


Abb. 4: Bei zwei Sm: Mischstrophen (b) beim Übergang von einem Strophenotyp zu einem anderen. — Durch die Zahlen werden die Sm-Individuen, durch die Buchstaben ihre einzelnen Strophen bezeichnet.

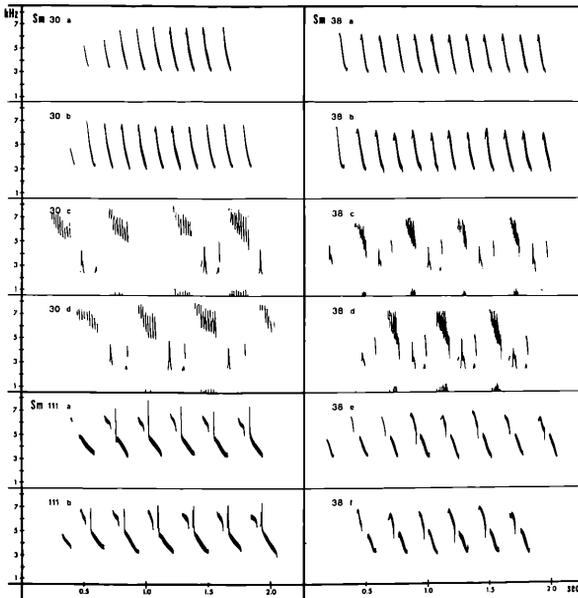


Abb. 5: Sm-Strophen gleichen Typs von zwei jeweils verschiedenen Individuen sind gegenübergestellt. — Einzelne Sm haben ganz verschiedene Strophenotypen (Sm 30, 38); bei typengleichen Strophen ist die intraindividuelle Variation geringer als die interindividuelle. Durch die Zahlen werden die Individuen, durch die Buchstaben ihre einzelnen Strophen bezeichnet.

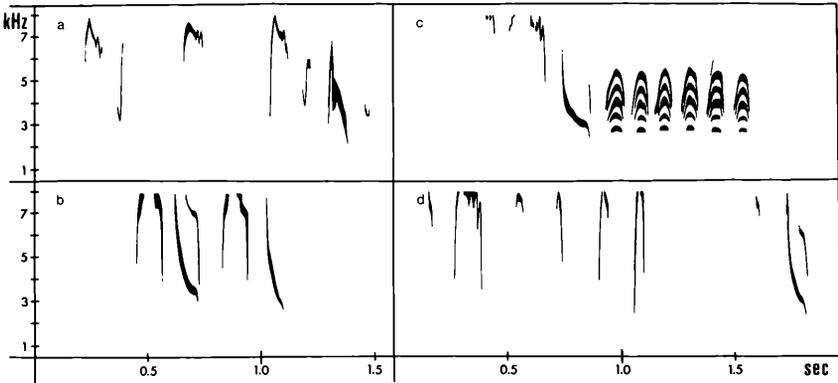


Abb. 6: Verschiedene Rufe von vier Sm bei Anwesenheit von Rivalen.

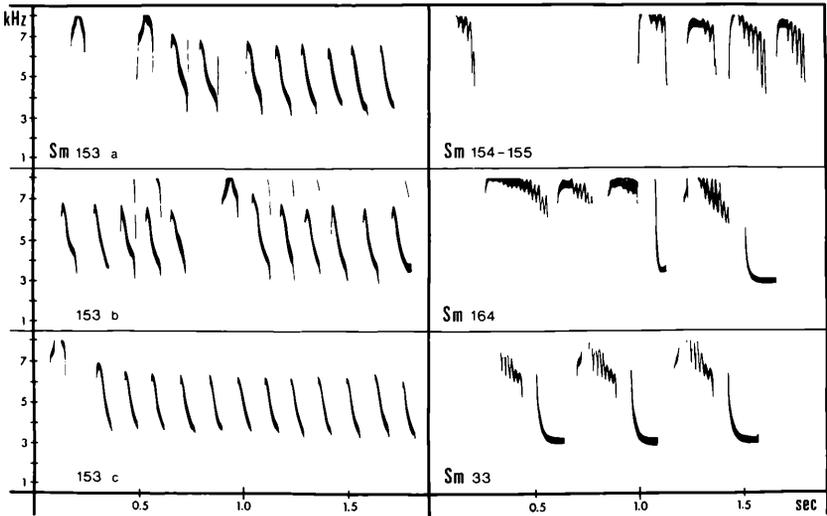


Abb. 7: Übergänge zwischen Sm-Rufen (obere Spektrogramme) und -Gesang (untere Spektrogramme). — Durch die Zahlen werden die Individuen, durch die Buchstaben ihre einzelnen Strophen bezeichnet.

(1925, 1926), daß Sm weniger häufig singen als Wm. Der Funktionszusammenhang dieser Gesangsreihen ist für den Beobachter nicht immer klar, aber oft sind diese Gesänge Einleitungen für Revierkämpfe. Sie werden ausführlich von LUDESCHER (1973) beschrieben.

Die Rufe sind meist weniger kompliziert aufgebaut als der Gesang. Einige Rufe, die von Sm in Anwesenheit von Rivalen geäußert wurden, sind in Abb. 6 gezeigt. Über die genaue Funktion der verschiedenartigen Sm-Rufe ist wenig bekannt. Sm-„Lockrufe“ werden erwähnt von KLEINSCHMIDT (1897) und K. HEINROTH (1952); THÖNEN (1962) deutet einen „Lockruf“ auch als „Warnruf“; SCHÜZ (1925) führt einen „Gesellschaftsruf“ an; STEINFATT (1938) beschreibt einen „Kampf Ruf“. LUDESCHER (1973) unterscheidet unter anderem: Stimmfühlerufe; Rufe, die nur vom Revierinhaber gebraucht werden und häufig einen Revierkampf einleiten; Rufe, welche immer den Kampf begleiten; Rufe allgemeiner Erregung (nicht nur bei Kämpfen).

Übergänge zwischen Gesängen und Rufen konnten festgestellt werden: Einige Gesangsstrophen waren bestimmten Ruf-Reihen sehr ähnlich; außerdem wurden in einem Fall kontinuierliche Übergänge zwischen Rufen und Gesängen gefunden (Abb. 7).

### 3.2. Jahreszeitlich verschiedene Reaktionen auf Klangattrappen

Nach zufälligen Beobachtungen geurteilt, schien sich die Art des Sm-Gesangs zwischen Januar und Mai nicht zu verändern: In der Häufigkeit der drei Strophenklassen wurden keine Verschiebungen festgestellt. In Versuchen wurde dieser Eindruck überprüft. Auf dem Bodanrück wurden Versuchsreihen mit den unveränderten Sm-Strophen I, II, III und IV als Teststrophen in mehreren Monaten durchgeführt (Abb. 8). Kontrollstrophe war in jeder der Versuchsreihen die Klapperstrophe I. Sie wurde dazu ausgesucht, da Klapperstrophen auf dem Bodanrück von besonders vielen Sm gesungen werden. Die Versuchs-Monate Januar und Mai wurden als erster und letzter Monat der Haupt-Gesangszeit ausgesucht. [Januar bis März ist die Zeit der Paarbildung bei den Sm (LÖHRL 1950); April/Mai ist Brutzeit, und im Mai/Juni fliegen die Jungen aus (LUDESCHER 1973). In der ganzen Zeit von Januar bis Mai/Juni, das heißt vom Beginn der Haupt-Gesangszeit bis zum Ausfliegen der Jungen, ist die Bindung an das Revier stark, das Revier wird verteidigt (LUDESCHER 1973)]. — Die Reaktionen der Sm ändern sich zwischen Januar und Mai, aber nicht auf alle Teststrophen in gleicher Weise (Abb. 8).

Relative Reaktions-Häufigkeit: Auf die Teststrophe I, die Klapperstrophe, war die relative Reaktions-Häufigkeit im Januar, März und Mai fast gleich groß. Bei den anderen Teststrophen II, III und IV war sie im Mai geringer als im Januar (beziehungsweise bei Teststrophe IV im Februar) (nur für IV ist dieser Unterschied nicht gesichert). Während im Januar (beziehungsweise bei Teststrophe IV im Februar) die relative Reaktions-Häufigkeit noch auf alle Test-Strophen fast gleich ist, ist sie im Mai auf die Klapperstrophe I größer als auf II, III und IV (statistische Sicherung: I—II  $p < 0,001$ , I—III  $p < 0,05$ , I—IV nicht gesichert). Demnach liegt die Vermutung nahe, daß nicht alle Teststrophen gleiche Funktion haben. Die Strophen, die im Januar von einem höheren Prozentsatz von Sm beantwortet werden als im Mai, haben vielleicht Funktionen, die besonders bei Beginn der Gesangszeit wichtig sind. Das können Funktionen im Zusammenhang mit der Paarbildung sein. Die Klapperstrophe I, die im Januar, März und Mai von einem gleich großen Prozentsatz von Sm beantwortet wird, hat dagegen wohl Funktionen, die während dieser gesamten Zeit wichtig sind. Das können vor allem Funktionen im Zusammenhang mit der Revierverteidigung sein. Vermutet wird also: Die Klapperstrophe I wird in erster Linie revierbezogen, die übrigen Teststrophen II, III und IV werden vor allem weibchenbezogen verstanden.

Erste Antwort-Strophen auf das Test-Vorspiel: Häufig kommt es vor, daß eine reagierende Sm Strophen mehrerer verschiedener Typen singt. Ausgewertet wurde jeweils nur die erste Antwort-Strophe. Der weitere Gesang der reagierenden Sm hängt nämlich stark von schwer kontrollierbaren Einflüssen ab, wie zum Beispiel von in den Gesang einstimmenden Nachbarn. — Oft gehört die erste Antwort-Strophe zur gleichen Klasse wie die Teststrophe: Auf Teststrophe I, die Klapperstrophe, antworten prozentual mehr Sm mit Klapperstrophen (Klasse I) als auf jede der anderen drei Teststrophen (statistische Sicherung: I—II  $p < 0,001$ , I—III  $p < 0,001$ , I—IV  $p < 0,001$ ). Auf Teststrophe II antworten prozentual mehr Sm mit Strophen der Klasse II/IV als auf I oder III (statistische Sicherung: II—I  $p < 0,001$ , II—III  $p < 0,001$ ). Auf Teststrophe III antworten prozentual mehr Sm mit Strophen der Klasse III als auf jede der anderen drei Teststrophen (statistische Sicherung: III Januar—I  $p < 0,001$ , III März—I  $p < 0,001$ , III Mai—I  $p < 0,01$ , III Januar—II  $p < 0,001$ , III März—II  $p < 0,001$ , III Mai—II  $p < 0,05$ , III Januar—IV nicht gesichert, III März—IV  $p < 0,01$ , III Mai—IV nicht gesichert). Auf Teststrophe IV antworten prozentual mehr Sm mit Strophen der Klasse II/IV als auf I oder III (statistische Sicherung: IV—I  $p < 0,001$ , IV—III  $p < 0,001$ ). Zwischen den Reaktionen auf Test II und Test IV gab es keine solchen Unterschiede.

Die Teststrophen I, II und IV sowie III werden also, zumindest von einem Teil der reagierenden Sm, als verschiedene Strophen erkannt und entsprechend beantwortet. Dabei ist auffallend, daß auf Teststrophe I, die Klapperstrophe, die ersten Antwort-Strophen fast immer auch Klapperstrophen sind, während bei den anderen Teststrophen II, III und IV neben den charakteristischen Antwort-Strophen der Klassen II/IV, III und II/IV auch häufig Klapperstrophen vorkommen. Vielleicht ist daraus zu schließen, daß die Teststrophen II, III und IV für einen Teil der Sm die gleiche Bedeutung haben wie die Klapperstrophe I. Nach den Überlegungen auf S. 242 ist zu vermuten, daß die Klapperstrophe I revierbezogen und die Strophen II, III und IV revier- und weibchenbezogen sind. Daß die weibchenbezogenen Strophen gleichzeitig revierbezogen sind, ist gut denkbar, da die Zeit der Paargebundenheit in

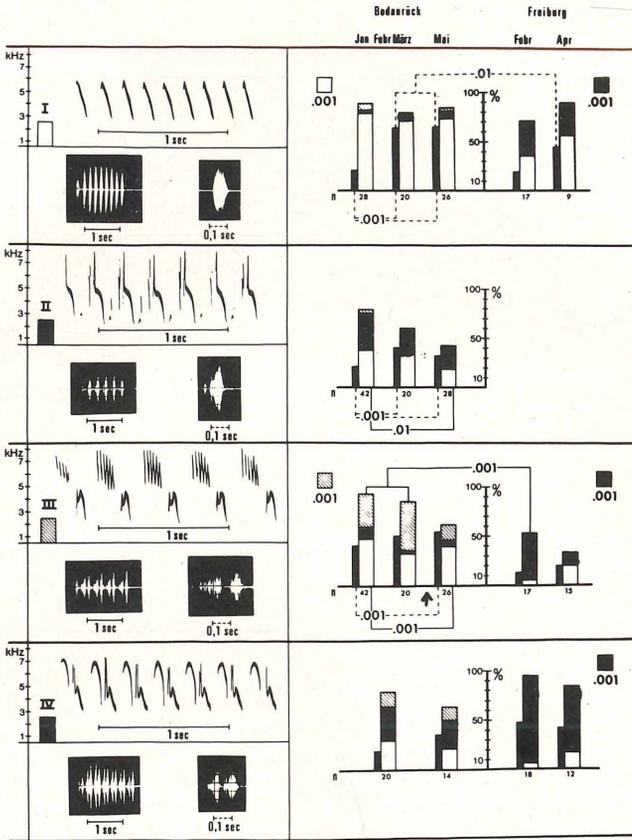


Abb. 8: Reaktion von Sm auf die Teststrophen I, II, III und IV einerseits auf dem Bodanrück und andererseits in Freiburg in verschiedenen Monaten. — Statistisch verglichen werden die Versuchsergebnisse der verschiedenen Monate (jeweils innerhalb eines Gebietes) und ebenso Versuchsergebnisse der verschiedenen Gebiete (jeweils in entsprechenden Monaten). Jede der Teststrophen ist als Klangspektrogramm und darunter zweifach als Oszillogramm dargestellt. Im Klangspektrogramm ist die Bezeichnung der Teststrophe angegeben und das Muster der zugehörigen Strophengruppe. Die Zeichen, die der Darstellung der Versuchsergebnisse zugrunde liegen, sind in der Legende zu Abb. 2 aufgeführt. Zwei Abweichungen sind zu beachten: 1. Die Kästchen mit dem Muster der gesichert häufigeren Strophengruppe kennzeichnen hier nur die Unterschiede zwischen den beiden Gebieten. Der Pfeil bei den Ergebnissen auf Teststrophe III weist auf den Unterschied zwischen März und Mai hin: Klasse III ist als Antwort im März gesichert häufiger als im Mai ( $p < 0,05$ ). 2. Mit welchem Prozentsatz jede der drei Strophengruppen bei den ersten Antwort-Strophengruppen vorkommt, wurde aus einer noch größeren Anzahl von Versuchen ermittelt als angegeben. Einige Versuche wurden mit ausgewertet, bei denen im Gegensatz zu den Haupt-Versuchen das Tonbandgerät über der Schulter getragen wurde und kein Kontroll-Vorspiel durchgeführt wurde. Anzahl der für die Ermittlung der Strophengruppen-Prozentsätze ausgewerteten Versuche: Teststrophe I (März) —  $n = 46$ , Teststrophe II (März) —  $n = 42$ , Teststrophe III (März) —  $n = 47$ .

die Zeit der ausgeprägten Reviergebundenheit fällt. (Zwar sind die Sm auch im Winter als Paare zusammen, diese Winterpaare können aber auch gleichgeschlechtlich sein. Erst durch den Gesang im Januar werden die ersten „wirklichen Paare“ gebildet (LÖHLER 1950).) Andererseits ist auch die Deutung möglich, daß die Klapperstrophe als Antwort auf Teststrophe II, III oder IV von solchen Sm gesungen wird, die keine dem Vorspiel entsprechende Strophe in ihrem Repertoire haben.

Annäherung an den Lautsprecher: Für alle Teststrophen gilt (Abb. 8): Der Prozentsatz der reagierenden Sm, die sich dem Lautsprecher auf mindestens 20 m nähern, ist im Mai größer als im Januar (beziehungsweise bei Teststrophe IV im Februar) (nur für Strophe IV ist dieser Unterschied nicht gesichert).

Verschiedene Deutungen sind möglich: Vielleicht ist die Kampfbereitschaft der reagierenden Sm im Mai größer als im Januar, zur Zeit des Gesangs-Beginns, und damit auch die Bereitschaft zur Annäherung an die Schallquelle. Die wachsende Kampfbereitschaft könnte zurückzuführen sein auf den steigenden Testosteronspiegel. Möglicherweise ist die Annäherung im Mai auch deswegen stärker, weil dann sowohl das Hören als auch das Sehen der singenden Rivalen im Vergleich zum Januar erschwert ist. Die Bäume sind im Mai zum großen Teil belaubt, und es singen und rufen viele Tierarten im Sm-Biotop sehr viel auffallender als im Januar. Die Unterschiede in den Prozentsätzen der reagierenden Sm, die sich dem Lautsprecher auf mindestens 20 m nähern, sind zwischen den verschiedenen Teststrophen gering.

### 3.3. Reaktion auf anhaltendes Vorspiel

Einzelnen Sm wurde die unveränderte Sm-Strophe I oder III längere Zeit hintereinander vorgespielt. Auf dem Vorspielband war die Strophe 20mal wiederholt (etwa 4 sec Pause jeweils zwischen den Strophen, 103 sec Vorspielzeit). Alle 3 min etwa wurde dieses Band vorgespielt. Als reaktionsauslösend wurde es angesehen, wenn die Sm innerhalb dieser 3 min sang. Waren zwei aufeinanderfolgende Vorspiele nicht reaktionsauslösend, wurde der Versuch beendet. Alle diese Versuche wurden im April auf dem Bodanrück durchgeführt. Ausgewertet wurden nur die Experimente, bei denen eine einzige Sm reagierte, denn der Gesang anderer Sm würde die Reaktion beeinflussen.

Auf Teststrophe I reagierten von vier Sm zwei noch auf die zwanzigste Vorspielserie, also noch nach einer ganzen Stunde Tonband-Vorspiel. Auf Teststrophe III reagierten sogar alle drei untersuchten Sm noch nach einer Stunde. Nach diesen Versuchsergebnissen ist anzunehmen, daß die Existenz verschiedener Strophentypen nicht dazu notwendig ist, die reaktionsauslösende Wirkung des Gesangs auch über längere Zeit zu erhalten. Dieses Ergebnis widerspricht nicht der Antimonotonie-Hypothese von HARTSHORNE (1956, 1958). Nach HARTSHORNE wirken Pausen zwischen eintönigem Gesang der Monotonie entgegen, wenn sie mehr als 70 % der Gesangszeit ausmachen. Die Länge der Pausen zwischen den Sm-Strophen beträgt immer ein Vielfaches der Strophenlängen.

### 3.4. Dialekte

#### 3.4.1. Beschreibung von Dialekten

Von „Dialekt“ spricht man bei Vögeln, wenn bestimmte Lautäußerungen einer Art innerhalb eines Gebietes einheitlich sind in Bezug auf einige Merkmale, während sie sich von denen anderer Gebiete unterscheiden. Ein und derselbe Dialekt kann in mehreren, voneinander ganz entfernt liegenden Gebieten vorkommen; Dialekte sind unabhängig von geographischen Unterarten (zwischen denen es natürlich auch Lautäußerungsunterschiede geben kann) (von LUCANUS 1907). Jahrelange Konstanz der charakteristischen Lautäußerungseigenschaften innerhalb der Dialektgebiete ist wesentlich (SCHMITT 1953).

Bei den Sm wurden zwei Arten von Dialekten festgestellt: Dialekte in der Ausprägung der einzelnen Strophentypen (Abb. 9, 10, 11) und Dialekte in der Häufigkeit von Strophentypen oder auch -klassen (Abb. 12).

Einen ungefähren Überblick über die Häufigkeit bestimmter Strophentypen (und -klassen) in einigen Gegenden geben die Tonbandaufnahmen, weil versucht worden war, von jedem der aufgenommenen Vögel möglichst viele Strophentypen zu erfassen (s. S. 236). Für drei Gebiete ist die Häufigkeit von aufgenommenen Strophentypen (und -klassen) in Abb. 12 dargestellt. Da gewisse Strophen in manchen Monaten seltener, in manchen häufiger beantwortet werden (s. S. 242), wurden, um entsprechende Ungenauigkeiten zu vermeiden, nur Aufnahmen aus einem einzigen Monat ausgewertet, nämlich vom März. Keine wesentlichen Unterschiede in der Häufigkeit einzelner Strophentypen (und -klassen) wurden zwischen den verschiedenen Aufnahmejahren festgestellt. In Abb. 12 sind die Ergebnisse aller Aufnahmejahre zusammengefaßt. Sie zeigen deutliche geographische Unterschiede in der Häufigkeit von

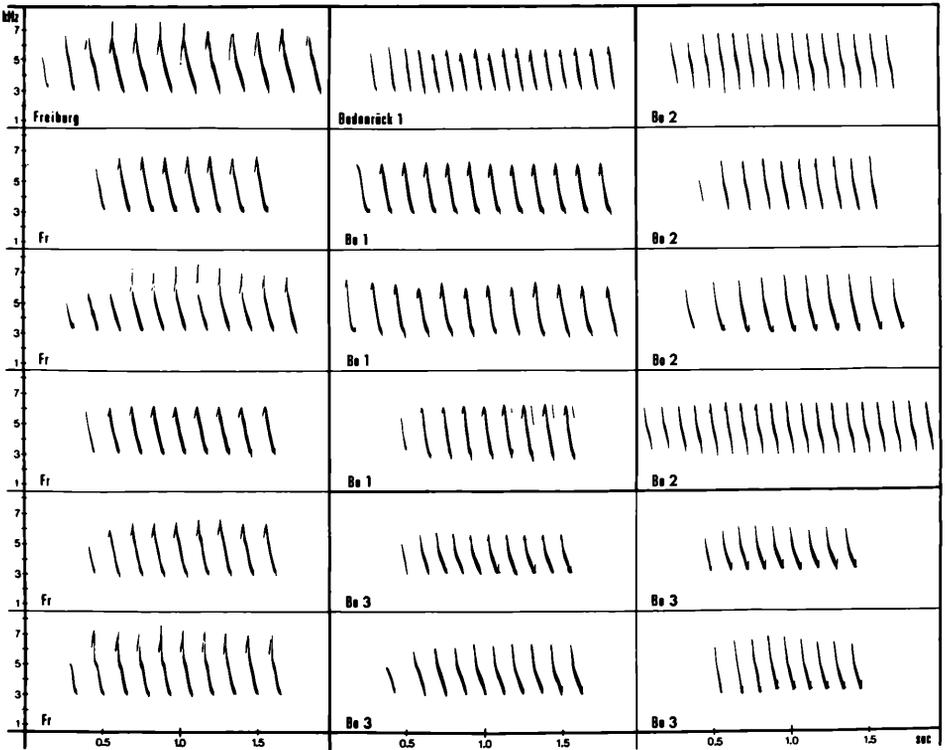


Abb. 9: Klapperstrophen von 18 verschiedenen Sm-♂ aus Freiburg (Fr) und aus drei verschiedenen Wäldchen auf dem Bodanrück (Bo 1, Bo 2, Bo 3), alle gehören zum Strophentyp I1 a (s. Abb. 3). — Die Elementformen aus Freiburg und vom Bodanrück unterscheiden sich gut erkennbar; die Freiburger Elemente haben im allgemeinen einen auffallenderen Anfang mit steigender Frequenz und erreichen höhere Frequenzen (Ausnahme: Die als vierte abgebildete Freiburger Strophe ist den Strophen aus Bo 1 besonders ähnlich). Auch in den drei verschiedenen Bodanrück-Wäldchen herrschen jeweils verschiedene Elementformen vor.

Strophentypen und auch in der Häufigkeit von Strophentypen. — Strophentypen gleichen Typs haben bei Sm der gleichen Population oft größere Ähnlichkeit als bei Sm verschiedener Populationen (Abb. 9, 10, 11). Von einigen Gebieten gibt es Sm-Aufnahmen aus verschiedenen Jahren (Abb. 10, 11). Sie zeigen die jahrelange Konstanz charakteristischer Gesangsprägungen in diesen Gebieten. Einen Hinweis auf die mosaikartige Verbreitung der Dialekte geben unter anderem die Aufnahmen der beiden Sm aus Jugoslawien. Sie sangen Strophentypen vom Typ II/IV 1a, die denen aus Freiburg sehr ähnlich sind.

### 3.4.2. Reaktionen auf eigenen und auf fremden Dialekt

In der Reaktion auf Tonband-Vorspiel gibt es Unterschiede zwischen den Sm auf dem Bodanrück und denen in Freiburg (Abb. 8). Bemerkenswert ist besonders, daß die relative Reaktions-Häufigkeit auf Teststrophe III auf dem Bodanrück größer ist als in Freiburg. (Für die ersten Monate der Gesangszeit ist dieser Unterschied statistisch gesichert.) Strophentyp III ist gerade die Klasse, die in Freiburg und Kenzingen, anders als auf dem Bodanrück, nur bei einem sehr geringen Teil der aufgenommenen Sm festgestellt wurde. Der fremde Dialekt wird also nicht nur seltener gesungen, sondern ruft auch bei prozentual weniger Sm Gesangsreaktionen hervor.

Die Häufigkeit der einzelnen Klassen bei den ersten Antwort-Strophentypen ist auf alle drei daraufhin untersuchten Teststrophentypen I, III und IV in den beiden Gebieten deutlich unter-

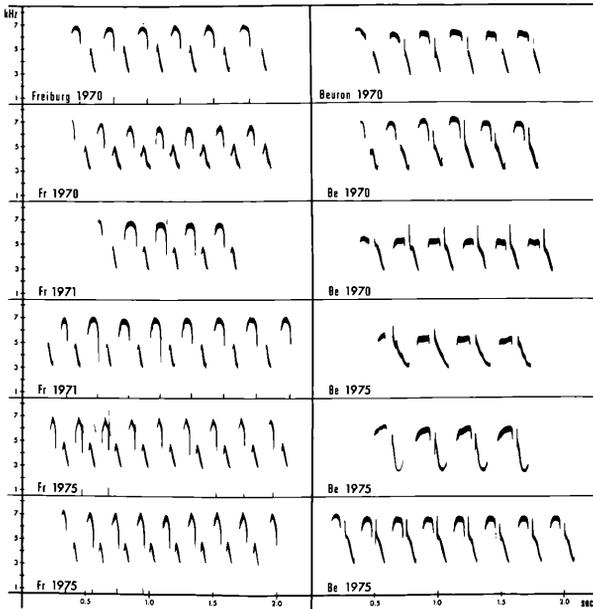


Abb. 10: Strophen verschiedener Sm-♂ aus Freiburg (Fr) und aus Beuron (Be), in den Jahren 1970—1975 aufgenommen; alle gehören zum Strophentyp II/IV1a (s. Abb. 3). — Bei ♂ aus gleichem Gebiet ähneln sich die Elementformen stark, auch bei Aufnahmen aus verschiedenen Jahren; zwischen den beiden Gebieten bestehen dagegen gut erkennbare Unterschiede.

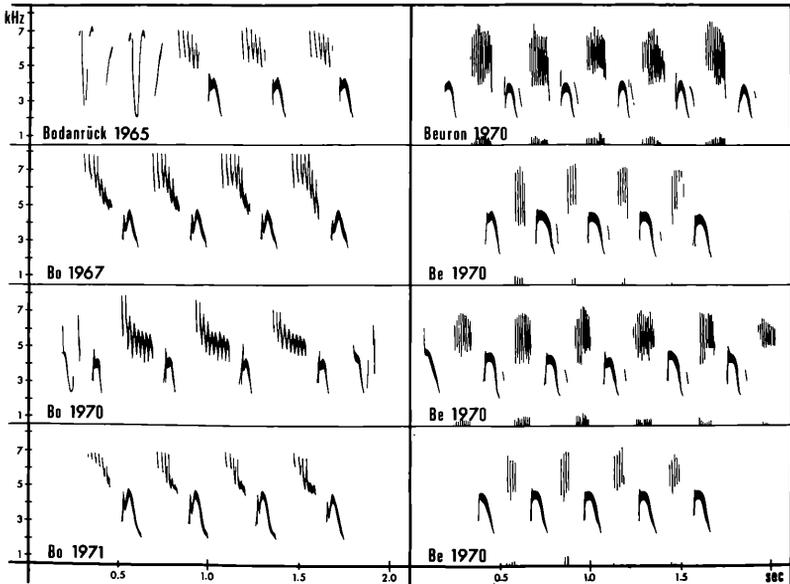


Abb. 11: Strophen verschiedener Sm-♂ vom Bodanrück (Bo) und aus Beuron (Be), in den Jahren 1965—1971 aufgenommen; alle gehören zum Strophentyp III1a (s. Abb. 3). — Bei ♂ aus gleichem Gebiet ähneln sich die Elementformen stark, auch bei Aufnahmen aus verschiedenen Jahren; zwischen den beiden Gebieten bestehen dagegen gut erkennbare Unterschiede.

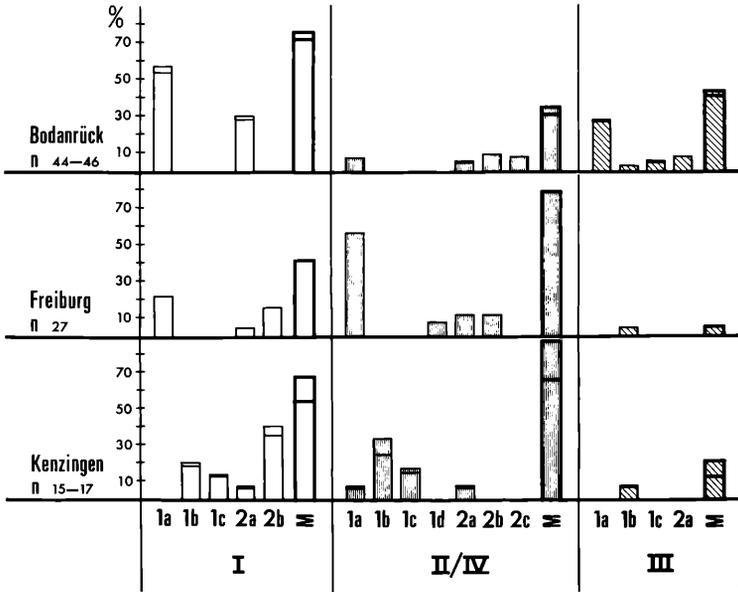


Abb. 12: Strophentypen der auf dem Bodanrück, in Freiburg und bei Kenzingen im März aufgenommenen Sm (alle Strophentypen sind hier erfasst, die von mindestens zwei der in diesen Gebieten aufgenommenen Sm gesungen wurden). — Unter jedem Aufnahmeort ist die Zahl der dort aufgenommenen Sm angegeben (n). Die Säulen zeigen den Prozentsatz der im jeweiligen Gebiet aufgenommenen Sm, die den betreffenden Strophentyp gesungen haben. Auf dem Bodanrück und bei Kenzingen waren einige Male mehrere Sm gleichzeitig aufgenommen worden. Deshalb konnten nicht die genauen Prozentsätze, sondern nur Minimal- und Maximalwerte angegeben werden. Zur Bezeichnung der Strophentypen s. Abb. 3;  $\Sigma$  bezeichnet hier jeweils die ganze Strophengruppe.

schiedlich. Teststrophe I und III, die beide auf dem Bodanrück aufgenommen worden sind, werden auf dem Bodanrück relativ häufiger mit den entsprechenden Antwort-Strophen der Klasse I beziehungsweise III beantwortet als in Freiburg. Teststrophe IV ist in Freiburg aufgenommen worden; auf ihr Vorspiel hin reagieren in Freiburg relativ mehr Sm mit Strophen der entsprechenden Klasse II/IV.

Der Unterschied in der Annäherung an den Lautsprecher auf Test I ist schwer zu deuten. Eventuell hängt er damit zusammen, daß das Freiburger Gebiet dichter von Sm besiedelt ist als das Bodanrück-Gebiet.

### 3.4.3. Entstehung von Dialekten

Es ist zu vermuten, daß die Sm die Feinheiten ihres Gesangs lernen. Ihr Lernvermögen wird von LUDSCHER (mündlich) bestätigt. Vielleicht lernen die Sm Dialekteigenheiten besonders in der Zeit, in der sie ihr erstes Revier beziehen, ähnlich wie die Buchfinken, beim Gegeneinandersingen mit den Nachbarn. Schon MORBACH (1940) weist auf die große Ortstreue der Sm hin. Von Mitarbeitern der Vogelwarte Radolfzell wurden 1947—1967 insgesamt 7593 Sm beringt (ZINK 1969). Bis 1968 wurden 29 Zufallswiederfunde gemeldet. 13 der wiedergefundenen Sm waren als Nestlinge beringt worden, 16 als Fänglinge. Aus beiden Gruppen wurde jeweils nur eine Sm mehr als 10 km vom Beringungsort entfernt wiedergefunden. Nach diesen Angaben ist es wahrscheinlich, daß Sm sehr ortstreu sind; für eine genauere Aussage ist die Zahl der Wiederfunde allerdings noch zu klein. Untersuchungen an farbberingten Sm zeigten extrem große Brutortstreue: Nachgewiesene Brutplätze einander folgender Jahre lagen höchstens einige hundert Meter auseinander (ZINK mündlich). Mit der Brutortstreue ist eine Voraussetzung zur Ausbildung von Dialekten erfüllt (s. Diskussion). Geburtsortstreue wäre dazu nicht erforderlich. Es zeigte sich jedoch, daß auch letztere relativ groß ist.

Wahrscheinlich wandern Sm kaum mehr als 5 km weit ab (ZINK mündlich). Immerhin ist anzunehmen, daß Neubesiedlungen eher von Jungvögeln ausgehen. Wie in der Diskussion erläutert, könnten von Altvögeln isolierte Jungvogelgruppen mit zunächst noch nicht fest ausgebildetem Gesang Begründer neuer Dialekte werden.

#### 4. Weidenmeise

##### 4.1. Beschreibung des Gesangs

Wie bei den Sm singen auch bei den Wm wohl nur die ♂. FOSTER & GODFREY (1950) erwähnen allerdings, daß spät in der Saison auch ♀ singen. Die Haupt-Gesangszeit liegt wie bei den Sm zwischen Januar und Mai (WALPOLE-BOND 1931, LUDESCHER 1973). Von Juni bis Dezember sind auch die Wm nur selten zu hören, allderdings singen sie ebenfalls wie die Sm nach dem Ausfliegen der Jungen für wenige Tage wieder häufiger, vor allem am ersten Tag (LUDESCHER 1973). Der Schwerpunkt der Gesangszeit liegt wohl, konzentrierter als bei den Sm, im März, der Zeit der Paarbildung (MAYR 1928, RINGLEBEN 1937). HARTSHORNE (1973) gibt für Wm nur 2,4 jährliche Gesangsmonate an, für Sm 4.

Strophenaufbau: Der Gesang der Oberschwäbischen Wm ist recht einheitlich. Fast immer bestehen die Wm-Strophen aus Reihungen gleicher Elemente. Die Elemente sind gedehnt und deutlich abwärts gezogen. Bei den Oberschwäbischen Wm wurde nur diese „normale Gesangsform“ festgestellt. Die „alpine Gesangsform“ der Wm kommt hier offenbar nicht vor. Sie unterscheidet sich von der normalen dadurch, daß die Strophen aus einer größeren Anzahl kürzerer Elemente bestehen mit etwa gleich bleibender Frequenz (THÖNEN 1962). Die Strophen der Oberschwäbischen Wm sind wie die Sm-Strophen etwa 1,5 sec lang, und die Frequenz liegt ebenfalls hauptsächlich im Bereich 2,5—8,0 kHz. Nur vier Strophen-typen werden unterschieden (Abb. 13), und zwar nach Elementform und Tonhöhe. Die Typen unterscheiden sich nicht stark.

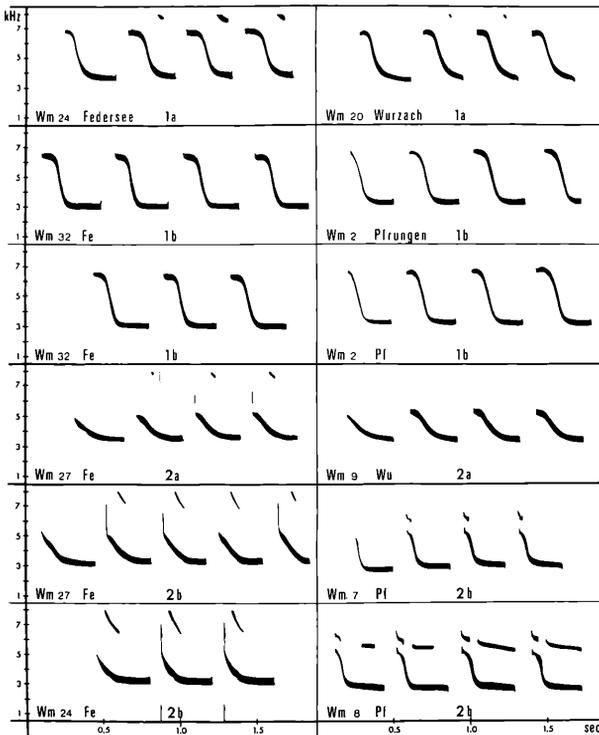


Abb. 13: Wm-Strophen der vier verschiedenen Typen 1a, 1b, 2a und 2b, gesungen von acht verschiedenen Wm aus dem Federsee-Ried (Fe), dem Wurzachener Ried (Wu) und dem Pfrunger Ried (Pf).

Variation: Von den aufgenommenen Wm sangen in der Aufnahmezeit einige mehrere Strophentypen. Von 37 aufgenommenen Wm sangen 23 einen Strophentyp, 13 zwei Strophentypen und 1 drei Strophentypen. Für das menschliche Gehör sind die Wm-Strophentypen schwieriger zu unterscheiden als die meisten Sm-Strophentypen. Wm mit mehreren Strophentypen wiederholen meist viele Male Strophen eines Typs, bevor sie zu einem anderen übergehen. Auch bei den Wm ist die Variationsbreite innerhalb eines Strophentyps beim Individuum gering. Allerdings unterscheiden sich bei ihnen selbst typgleiche Strophen verschiedener Individuen oft nur wenig. Dialekte wurden bei den Oberschwäbischen Wm nicht festgestellt. Ein Vergleich der Tonbandaufnahmen beziehungsweise Klangspektrogramme von Strophen aus den drei verschiedenen Rieden zeigte keine erkennbaren charakteristischen Unterschiede.

Funktion: Der Gesang der Wm kann in den gleichen Verhaltenszusammenhängen beobachtet werden wie bei den Sm. Wegen seiner Eintönigkeit und seines klaren Klanges wurde der Gesang früher als „Pfiif“ oder mißverständlich als „Ruf“ bezeichnet; nach der Gesangszeit sprach man vom „Frühjahrspfiif“ (SCHÜZ 1925) beziehungsweise „Frühlingsruf“ (RINGLEBEN 1937), nach der vermuteten Bedeutung vom „Brunstpfiif“ (STRESEMANN 1922, SCHÜZ 1925) oder „Paarungspfiif“ (MAYR 1928) beziehungsweise „Paarungsruf“ (RINGLEBEN 1937). Der Wm-Gesang dürfte in seiner Funktion dem Sm-Gesang entsprechen.

#### 4.2. Beschreibung der Rufe

Die Rufe der Wm unterscheiden sich stark von ihrem klar pfeifenden Gesang. Einige sind in Abb. 14 dargestellt. Die Rufe a und b wurden als Antwort auf vorgespielten Wm-Gesang gebracht, c und d bei einer Verfolgungsjagd zwischen zwei Wm aufgenommen. Typ a ist nach LUDESCHER (1973) ein partnerbezogener Ruf unklarer Bedeutung. Von den älteren Autoren wird er teilweise als Lockruf (KLEINSCHMIDT 1897, SCHÜZ 1925) und auch als Warnruf (SCHÜZ 1925, MAYR 1928, RINGLEBEN 1937) gedeutet. Nach THÖNEN (1962) zeigt dieser Ruf starke Erregung an und wird unter anderem bei Störungen am Nest, bei Anwesenheit von Bodenfeinden und nach soeben überstandem Schreck geäußert. Typ b ist ein Stimmführungsruf, mit

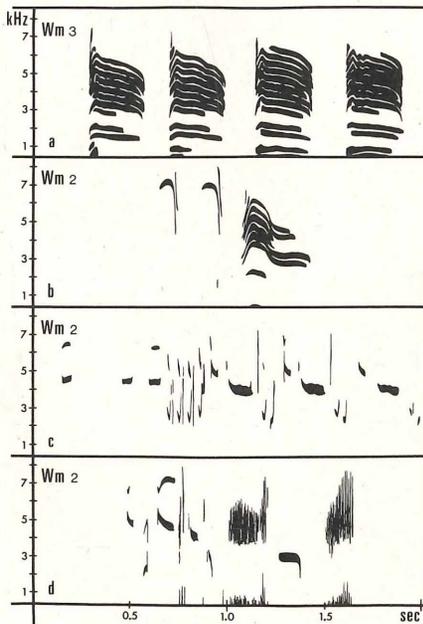


Abb. 14: Rufe von zwei Wm aus dem Pfrunger Ried. — Die Rufe a und b waren Antwort auf vorgespielten Wm-Gesang, c und d wurden bei einer Verfolgungsjagd zwischen zwei Wm aufgenommen.

dem sich die Artgenossen einander bemerkbar machen beziehungsweise ihren Standort angeben (THÖNEN 1962, LUDESCHER 1973). Die Typen c und d sind Kampfrufe (LUDESCHER 1973). Von STRESEMANN (1922), SCHÜZ (1925) und anderen werden diese Kampfrufe als der eigentliche Gesang der Wm bezeichnet, vielleicht wegen des abwechslungsreichen Klangs. THÖNEN (1962) nennt sie zwar auch „Gesang“, und zwar „Imponiergesang“, stellt aber heraus, daß es sich dabei nicht um „Gesang im engeren Sinne“ handelt: Die Lautstärke des Imponiergesangs ist sehr gering, so daß er nur unter günstigen Umständen weiter als 20–30 m zu hören ist; er wird selten, gewöhnlich nur bei besonderer Erregung des Vogels, geäußert; er ist zu allen Jahreszeiten zu hören und ist nicht wie der „Reviergesang“ auf die Fortpflanzungszeit konzentriert.

## 5. Diskussion

**Funktion von Gesang:** Eine zusammenfassende Gesangsdefinition gibt THIELCKE (1970b): Gesang kann der Revierverteidigung dienen, ♀ anlocken, das Paar zusammenhalten, ♂ zum Singen stimulieren und das Paar oder eine Gruppe synchronisieren. Wahrscheinlich übt der Gesang häufig mehrere dieser Funktionen aus; mitunter gibt es für verschiedene Funktionen verschiedene Gesangsformen. Voraussetzung für Gesang ist im allgemeinen ein erhöhter Testosteronspiegel. Mehr oder weniger klar sind vom Gesang die übrigen Lautäußerungen, die Rufe, durch ihre anderen Funktionen zu unterscheiden. Häufig sind sie weniger kompliziert aufgebaut als der Gesang.

Die Untersuchungen an den Sm geben indirekt Hinweise auf die Funktion ihres Gesangs. Jedes Sm-♂ hat bis zu fünf Strophentypen. Innerhalb eines Strophentyps ist die Variationsbreite beim Individuum gering. Die Strophen verschiedener Individuen sind dagegen, auch wenn sie vom gleichen Typ sind, im allgemeinen nach den Klangspektrogrammen gut zu unterscheiden (Abb. 5). Die intraindividuelle Variation ist bei Strophen gleichen Typs geringer als die interindividuelle. Danach wäre es möglich, daß ♂ am Gesang von ihrem ♀ oder auch von Nachbarn erkannt werden. Bei anderen Vogelarten ist das Erkennen des Gesangs von Nachbarn nachgewiesen worden. Ofenvogel *Furnarius rufus* reagieren auf den Gesang fremder Artgenossen stärker als auf den von Nachbarn, wenn er aus der gewohnten Richtung kommt; die schwächere Reaktion auf den Gesang der Nachbarn ist vielleicht auf Gewöhnung zurückzuführen (WEEDEN & FALLS 1959). Im Gegensatz zu BELCHER & THOMPSON (1969) fand EMLÉN (1971) auch bei Blauammern *Passerina cyanea* schwächere Reaktion auf den Gesang von Nachbarn als auf den von Fremden. Auch bei den Ammerfinken *Spizella pusilla* zeigt sich diese Tendenz (GOLDMAN 1973).

Deutlich ist bei den Graumeisen festzustellen, daß das Hören von Artgesang die ♂ zur Haupt-Gesangszeit (Januar bis Mai) im allgemeinen zum Singen stimuliert. Bei den Versuchen mit Klangattrappen ist die Reaktion der getesteten Graumeisen deshalb hauptsächlich an ihrem Gesang gemessen worden.

Vorspielen von einigen unveränderten Sm-Strophen ruft in den verschiedenen Monaten bei den Sm auf dem Bodanrück (westlicher Bodensee) unterschiedlich starke Reaktion hervor. Auf die Klapperstrophe I ist die relative Reaktions-Häufigkeit von Januar bis Mai fast gleich groß, auf die Strophen II, III und IV nimmt sie in diesem Zeitraum ab (Abb. 8). Nach einem Vergleich der Reaktionen mit dem jeweiligen Stadium im Brutzyklus läßt sich vermuten, daß die Sm-Klapperstrophe I vor allem revierbezogen, die Sm-Strophen II, III und IV mehr weibchenbezogen verstanden werden (s. S. 242). Auch bei der amerikanischen Meise *Parus inornatus* wurde ein jahreszeitlicher Wechsel der Häufigkeit von Strophentypen beobachtet; ein Strophentyp wurde nach März seltener, ein anderer häufiger (DIXON 1969). Beim Sonnenvogel *Leiothrix lutea* können drei klar zu unterscheidende Gesangstypen verschiedenen Funktionen zugeordnet werden, einer dient der Revieranzeige, der zweite dem Paarzusammenhalt, der dritte ist ein Teil der Balz (THIELCKE & THIELCKE 1970). Auf zahlreiche Literatur über andere Arten, bei denen verschiedene Gesänge verschiedene Funktionen erfüllen, gehen G. und H. THIELCKE in ihrer Diskussion ein. Neuere Arbeiten befassen sich mit den beiden Strophentypen des Baumwaldsängers *Dendroica virens*. MORSE (1970) ordnet den einen Typ (A) der Revierverteidigung, den anderen (B) der Paarbildung und dem Zusammenhalt zu. LEIN (1972) dagegen erklärt die Beobachtung, daß A und B bevorzugt in verschiedenen Situationen gesungen werden, nicht mit grundlegenden Unterschieden in der Funktion. Er nimmt an und erläutert, daß die beiden Typen bei verschieden starker Erregung

gesungen werden, und zwar B spontan bei hohem Testosteronspiegel (wenn der Gesang nicht zum Beispiel durch Dunkelheit, Revierlosigkeit oder heftigen Revierkampf unterdrückt wird) ohne äußere Konflikteinflüsse, A bei zusätzlichen Einflüssen wie Anwesenheit anderer ♂, Dämmerlicht oder Aufenthalt an der Reviergrenze.

Auf Tonbandvorspiel reagierende Sm neigen dazu, mit Strophen zu antworten, die den gehörten ähnlich sind, also zur gleichen Strophenklasse gehören (s. S. 242 und Abb. 8). Diese Tendenz mit Strophen der gleichen Klasse zu antworten, zeigte sich auch bei den Schnäpperbeziehungsweise Baumwaldsängern *Setophaga ruticilla*, *Dendroica pensylvanica* und *Dendroica virens*, die jeweils zwei Strophentypen haben (FICKEN & FICKEN 1970). Auch Kardinäle stellen sich beim Gegeneinandersingen oft aufeinander ein, indem sie gleiche Strophentypen singen (LEMON 1968 a). LEMON (1968 b) beschreibt das ebenfalls für die Meise *Parus atricristatus* und erwähnt, daß DIXON dieses bevorzugte Übereinstimmen der Strophentypen beim Gegeneinandersingen auch bei *Parus inornatus* beobachtet hat, daß es dagegen von WARD (1966) bei *Parus carolinensis* nicht festgestellt wurde. Vielleicht hängt diese Synchronisation von Strophentypen bei den Sm und anderen Arten damit zusammen, daß die verschiedenen Strophentypen unterschiedlichen Funktionen entsprechen oder auch verschiedene Erregungsgrade anzeigen. Einen anderen Hinweis gibt die Feststellung von HINDE (1958), daß für jeden der von ihm untersuchten Buchfinken jeweils der Strophentyp am stärksten stimulierend wirkte, den er selbst am häufigsten sang.

Entstehung und Funktion von Dialekten: Über die Entstehung der Dialekte bei den Sm gibt es keine direkten Untersuchungen. Einiges ist aber aus Vergleichen mit anderen dialektausbildenden Arten zu schließen (s. S. 247). Es ist anzunehmen, daß Dialekte allgemein erlernt werden. Darauf weisen auch die Ergebnisse von Untersuchungen an Buchfinken *Fringilla coelebs*, Kardinälen *Richmondia cardinalis* und Weißkopffammerfinken *Zonotrichia leucophrys* hin (POULSEN 1958, THORPE 1958, THIELCKE 1962, NOTTEBOHM 1967; LEMON 1966, DITTUS & LEMON 1969; MARLER & TAMURA 1964, KONISHI 1965).

Die Signalfunktion des Gesangs setzt voraus, daß der arteigene Gesang klar erkannt wird. Durch zu große Variabilität wird das Erkennen von Artgesang erschwert. Dialektbildung bedeutet Reduzierung der Variabilität in einem Gebiet (NOTTEBOHM 1969) und erleichtert so das Arterkennen. Bei den Sm war festgestellt worden, daß auf eine Strophe, die auf dem Bodanrück häufig, in Freiburg selten war, auf dem Bodanrück relativ mehr Sm mit Gesang reagierten als in Freiburg (s. S. 245). Auch andere dialektbildende Vogelarten reagierten auf eigenen Dialekt stärker als auf fremden: Kardinäle — getestet wurde die Reaktion nur auf solche Strophen, die lokal begrenzt vorkommen (LEMON 1967); Weißkopffammerfinken — sowohl ♂ als auch ♀ (MILLIGAN & VERNER 1971) und Singammern — nur in einer von vier Versuchsreihen konnte kein Unterschied zwischen den Reaktionen auf eigenen und auf fremden Dialekt festgestellt werden (HARRIS & LEMON 1974).

Die Dialekte sind nicht genetisch fixiert, sie sind nur phänotypisch (s. S. 247). Bei Weißkopffammerfinken in Kalifornien wurde aber mit Hilfe biochemischer Untersuchungen ein Zusammenhang zwischen Dialekten und Genomeigenschaften gefunden (BAKER 1975). Es wird daher vermutet, daß der Genaustausch zwischen diesen Dialektgebieten reduziert ist. Beim Chingolo (*Zonotrichia capensis*) in Argentinien fallen Dialekte mit ökologisch verschiedenen Gebieten zusammen (NOTTEBOHM 1969). Entwickelt sich eine isolierte Population, ist anzunehmen, daß sie sich auch genetisch an die besonderen ökologischen Gegebenheiten ihres Gebietes anpaßt. Dann ist es bei sekundärem Kontakt zwischen der zunächst isolierten mit der Ausgangspopulation von Vorteil, wenn sie sich nicht einfach wieder vermischen, damit die genetische Anpassung nicht wieder verwässert wird. Dialekte können bei sekundärem Kontakt als schwache Isolationsmechanismen wirken. Darauf weisen auch die Versuche an Weißkopffammerfinken hin, die zeigten, daß sowohl ♂ als auch ♀ auf eigenen Dialekt stärker reagierten als auf fremden. Dialekte könnten also unter bestimmten Bedingungen Artbildung begünstigen. — Bei Zugvögeln wurde auch vermutet, daß Dialekte als Hilfe zum Wiederfinden und Wiedererkennen des Brutgebietes beitragen (CONRADS & CONRADS 1971, OREJUELA & MORTON 1975).

## 6. Zusammenfassung

In den Jahren 1970—1975 wurden Sumpfmeisen (Sm) und Weidenmeisen (Wm) im Freiland beobachtet. Gesang von Sm (vor allem aus dem Bodensee-Gebiet und aus der Umgebung von Freiburg) und von Wm (aus Oberschwäbischen Rieden) wurde auf Tonband aufgenommen und klangspektrographiert. Die gesungene Reaktion von Sm auf ihren Artgesang wurde durch Vorspielen von Klangattrappen getestet.

1. Sm- und Wm-Gesang ist in Strophen gegliedert. Jede Strophe ist etwa 1,5 sec lang, die Tonhöhe liegt hauptsächlich im Bereich 2,5—8,0 kHz. Der Strophenaufbau ist meistentypisch: Die Strophen bestehen aus Reihungen gleicher Elemente (Wm-Strophen und viele Sm-Strophen) oder gleicher Gruppen aus zwei oder selten mehr Elementen (viele Sm-Strophen). Der Gesang der Sm ist recht variabel. 37 Strophentypen können gut unterschieden werden. Einzelne Sm singen bis zu fünf verschiedene Strophentypen. Der Wm-Gesang ist sehr viel einheitlicher. Vier Strophentypen werden unterschieden, die Abweichungen sind aber nicht stark. Einzelne Wm singen bis zu drei verschiedene Strophentypen.
2. Sm haben Dialekte, und zwar zwei Formen. Die Dialekte der einen Form sind nach der Ausprägung der Elemente einzelner Strophentypen zu unterscheiden, die der anderen Form nach der Häufigkeit gewisser Strophentypen. Eine Strophe aus einem fremden Dialektgebiet der zweiten Form löste weniger Reaktionen aus als solche aus dem gleichen Dialektgebiet. Bei den Wm sind keine Dialekte zu erkennen.
3. Einige der verschiedenen Sm-Strophen haben vermutlich verschiedene Funktionen: Die Klapperstrophen, die aus Reihungen gleicher Elemente bestehen, sind revierbezogen, andere Sm-Strophenklassen sind mehr weichenbezogen. Die Funktion der verschiedenen Strophentypen wurde nicht direkt untersucht.

## 7. Summary

The song of the Marsh Tit (*Parus palustris*) and the Willow Tit (*P. montanus*)  
— variation and function

Between 1970 and 1975, Marsh Tits (Sm) and Willow Tits (Wm) were observed in their natural habitat. The singing of Sm (particularly within the area around Lake Constance and Freiburg) and Wm (from marshes in Upper Swabia) was recorded on tape and studied by means of the sound spectrograph. The response through song of Sm-individuals to recorded songs of their own species was tested by playing artificial compilations of song to them.

1. The singing of Sm and Wm can be divided into defined strophes or individual songs. Every song lasts about 1.5 sec, the pitch mainly ranging from 2.5 to 8.0 kHz. The composition of the song is typical for titmice: the songs consist of a sequence of identical elements, as in the songs of Wm and many of Sm, or of identical groups of two or, rarely, more elements (many songs of Sm). The singing of Sm shows great variety; one can easily distinguish 37 different song-types. Individual Sm produce up to five different song-types. The singing of Wm is much more uniform. One can distinguish four song-types, but with only minor variation. Individual Wm produce up to three different song-types.
2. Sm have dialects of two kinds. One kind can be distinguished by the form of the elements of single song-types, and the second kind by the frequency of particular song-types. A song with a dialect of the second type from a different area stimulated less reaction than one of the same dialect-area. In the case of Wm there are no recognisable dialects.
3. Some of the different Sm song-types probably have different functions. The so-called „clapper song“ (Klapperstrophe), consisting of sequences of identical elements, is concerned with demarcation of territory; other Sm songs are concerned with courtship. The function of different song-types was not tested.

## 8. Literatur

- Amann, F. (1954): Neuere Beobachtungen an Weiden- und Alpenmeisen, *Parus atricapillus*, mit vergleichenden Angaben über die Nonnenmeise, *P. palustris*. Orn. Beob. 51: 104—109. ● Baker, M. Ch. (1975): Song dialects and genetic differences in White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). Evolution 29: 226—241. ● Belcher, J. W., & W. L. Thompson (1969): Territorial defence and individual song recognition in the Indigo Bunting, Jack-Pine Warbler 47: 76—83. ● Conrads, K., & W. Conrads (1971): Regionaldialekte des Ortolans (*Emberiza hortulana*) in Deutschland. Vogelwelt 92: 81—100. ● Dhont, A. A., & J. Hublé (1969): Een geval van hybridisatie tussen een Glanskopmees ♀ (*Parus palustris*) en een Matkopmees ♂ (*Parus montanus*) te Gent. Gerfaat 59: 374—377. ● 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. ● Dixon, K. L. (1969): Patterns of singing in a population of the Plain Titmouse. Condor 71: 94—101. ● Emlen, S. T. (1971): The role of song in individual recognition in the

Indigo Bunting. Z. Tierpsychol. 28: 241—246. ● Fehring, O. (1922): Die Singvögel Mitteleuropas. C. Winters, Heidelberg. ● Ficken, M. S. & R. W. Ficken (1970): Responses of four warbler species to playback of their two song-types. Auk 87: 296—304. ● Foster, J., & C. Godfrey (1950): A study of the British Willow-tit. Brit. Birds 43: 351—361. ● Goldman, P. (1973): Song recognition by Field Sparrows. Auk 90: 106—113. ● Harris, M. A. & R. E. Lemon (1974): Songs of Song Sparrows: reactions of males to songs of different localities. Condor 76: 33—44. ● Hartshorne, C. (1956): The monotony threshold in singing birds. Auk 73: 176—192. ● Ders. (1958): Some biological principles applicable to song-behaviour. Wilson Bull. 70: 41—56. ● Ders. (1973): Born to sing. An interpretation and world survey of bird song. Indiana University Press, Bloomington, London. ● Heinroth, K. (Bearbeitung J. Steinbacher) (1952): Mitteleuropäische Vogelwelt. Sammlung naturkundlicher Tafeln, Kronen-Verlag, Frankfurt/Main. ● Hinde, R. A. (1958): Alternative motor patterns in Chaffinch song. Anim. Behav. 6: 211—218. ● Jouard, H. (1925, 1926): La Mésange alpestre. Rev. Franç. Orn. 17: 502—516, 18: 208—224, 248—263, 357—371. ● Kleinschmidt, O. (1897): Die paläarktischen Sumpfmeyen. Orn. Jahrbuch 8: 45—103. ● Konishi, M. (1965): The role of auditory feedback in the control of vocalization in the White-crowned Sparrow. Z. Tierpsychol. 22: 770—783. ● Lein, M. R. (1972): Territorial and courtship songs of birds. Nature 237: 48—49. ● Lemon, R. E. (1966): Geographic variation in the song of Cardinals. Can. J. Zool. 44: 413—428. ● Ders. (1967): The response of Cardinals to songs of different dialects. Anim. Behav. 15: 538—545. ● Ders. (1968a): The relation between organization and function of song in Cardinals. Behaviour 32: 158—178. ● Ders. (1968b): Coordinated singing by Black-crested Titmice. Can. J. Zool. 46: 1163—1167. ● Löhr, H. (1950): Beobachtungen zur Soziologie und Verhaltensweise von Sumpfmeyen (*Parus palustris communis*) im Winter. Z. Tierpsychol. 7: 417—424. ● Lucanus, F. von (1907): Lokale Gesangserscheinungen und Vogeldialekte; ihre Ursache und Entstehung. Orn. Mber. 15: 109—122. ● Ludescher, F.-B. (1973): Sumpfmeyse (*Parus p. palustris L.*) und Weidenmeyse (*P. montanus salicarius BR.*) als sympatrische Zwillingarten. J. Orn. 114: 3—56. ● Marler, P., & M. Tamura (1964): Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. Science 146: 1483—1486. ● Mayr, E. (1928): Weidenmeysen-Beobachtungen (*Parus atricapillus salicarius BREHM*). J. Orn. 76: 462—470. ● Milligan, M. M., & J. Verner (1971): Inter-population song dialect discrimination in the White-crowned Sparrow. Condor 73: 208—213. ● Morbach, J. (Herausgeber) (1940): Vögel der Heimat. Bd. 2, Kramer-Müller, Esch-Alzette. ● Morley, A. (1953): Field observations on the biology of the Marsh Tit. Brit. Birds 46: 233—238, 273—287, 332—346. ● Morse, D. H. (1970): Territorial and courtship songs of birds. Nature 226: 659—661. ● Nottebohm, F. (1967): The role of sensory feedback in the development of avian vocalizations. Proc. VIVth Int. Orn. Congr.: 265—280. ● Ders. (1969): The song of the Chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. Condor 71: 299—315. ● Orejuela, J. E., & M. L. Morton (1975): Song-dialects in several populations of Mountain White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys oriantha*) in the Sierra Nevada. Condor 77: 145—153. ● Poulsen, H. (1958): The calls of the Chaffinch (*Fringilla coelebs L.*) in Denmark. Dansk orn. Foren. Tidsskr. 52: 89—105. ● Ringleben, H. (1937): Beobachtungen über Faunistik und Biologie der Weidenmeyse (*Parus atricapillus salicarius BR.*) in der Umgebung von Hannover. Orn. Mschr. 62: 83—94, 97—110. ● Sachs, L. (1971): Statistische Auswertungsmethoden. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. ● Schmitt, C. (1953): Der Werdegang einer Amselstrophe. Orn. Mitt. 5: 221—222. ● Schüz, E. (1925): Über Verbreitung und Stimme unserer einheimischen Mattkopf-Graumeise. Mitt. Vogelwelt 24: 5—9. ● Schwarz, M. (1948): Zur Verwendung der Bezeichnung „Graumeise“ Orn. Beob. 45: 191—192. ● Steinfatt, O. (1938): Das Brutleben der Sumpfmeyse und einige Vergleiche mit dem Brutleben der anderen einheimischen Meyen. Beitr. FortPflBiol. Vögel 14: 84—89, 137—144. ● Stresemann, E. (1919): Über die europäischen Baumläufer. Verh. Orn. Ges. Bayern 14: 39—74. ● Ders. (1922): Aus den Alpen zwischen Isar und Lech. Orn. Mber. 30: Alpenmeyse 51—52. ● Thielcke, G. (1962): Die geographische Variation eines erlernten Elementes im Gesang des Buchfinken (*Fringilla coelebs*) und des Waldbaumläufers (*Certhia familiaris*). Vogelwarte 21: 199—202. ● Ders. (1970a): Vogelstimmen. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. ● Ders. (1970b): Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen. Vogelwarte 25: 204—229. ● Thielcke, G., & H. Thielcke (1970): Die sozialen Funktionen verschiedener Gesangsformen des Sonnenvogels (*Leiothrix leiothrix*). Z. Tierpsychol. 27: 177—185. ● Thönen, W. (1962): Stimmgeographische, ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über die Mönchsmeyse (*Parus montanus CONRAD*). Orn. Beob. 59: 101—172. ● Thorpe, W. H. (1958): The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the Chaffinch *Fringilla coelebs*. Ibis 100: 535—570. ● Voigt, A. (1906): Exkursionsbuch zum Studium der Vogelstimmen. Praktische Anleitungen zum Bestimmen der Vögel nach ihrem Gesang. E. Nägele, Leipzig. ● Walpole-Bond, J. (1931): Field reflections on the nesting, songs and cries of the British Marsh and Willow Titmice. Brit. Birds 24: 319—322. ● Weeden, J. S., & J. B. Falls (1959): Differential responses of male Ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals. Auk 76: 343—351. ● Zink, G. (1969): Ringfunde der Vogelwarte Radolfzell 1947—1968. Auspicium 3: 195—291.

# 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: 1978

Band/Volume: [29\\_1978](#)

Autor(en)/Author(s): Romanowski Eva

Artikel/Article: [Der Gesang von Sumpf- und Weidenmeise \(\*Parus palustris\* und \*Parus montanus\*\) - Variation und Funktion 235-253](#)