

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell und Andechs

Gesangslernen beim Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla*)

Von Gerhard Thielcke

I. Einführung

Von 41 Oscines-Arten liegen Labor-Untersuchungen vor über die Auswirkungen von Lernentzug auf den Gesang (THIELCKE 1977, KROODSMA & BAYLIS 1982), und von 43 Oscines-Arten kennen wir verschieden singende Populationen (MUNDINGER 1982). Aber nur von sechs Arten gibt es sowohl Labor- als auch Freiland-Studien, und selbst bei diesen Arten ist das vorliegende Material zur Beantwortung vieler Fragen zu klein¹⁾: Zilpzalp *Phylloscopus collybita* (THIELCKE 1983), Sumpfmehse *Parus palustris* (BECKER 1978), Weißkopffammerfink *Zonotrichia leucophrys* (MARLER 1970, BAPTISTA & KING 1980, BAKER 1982), Roter Kardinal *Cardinalis cardinalis* (DITUS & LEMON 1970), Indigofink *Passerina cyanea* (THOMPSON 1972) und Buchfink *Fringilla coelebs* (THORPE 1958, SLATER & INCE 1979, 1982).

Breit angelegte Studien sind jedoch notwendig, um die Entstehung, Beibehaltung und Änderung von Dialekten erklären zu können. Deshalb hat mich das umfangreiche Material über geographische Gesangsvariation des Gartenbaumläufers (THIELCKE 1965, unveröff.) veranlaßt, eine ergänzende Arbeit an dieser Art im Labor durchzuführen. Dabei habe ich folgende Fragen zu beantworten versucht: (1) Wie groß sind die Unterschiede zwischen dem Gesang freilebender und handaufgezogener ♂ (vgl. THIELCKE & WÜSTENBERG 1985), (2) von wem lernen junge ♂ unter welchen Umständen, (3) wann lernen sie, (4) wie stabil oder variabel ist der Gesang intraindividuell (THIELCKE 1984) und (5) wie sind Labor- und Freilandbefunde miteinander in Einklang zu bringen?

II. Bezeichnungen

Dialekt: Elementtypen, die erlernt und tradiert werden und von den meisten ♂ eines Gebietes ähnlich und in anderen anders gesungen werden (vgl. MUNDINGER 1982).

Element: Im Sonagramm in der Zeit durchgehende Schwärzung.

Elementtyp: Im Tonhöhenverlauf übereinstimmende Elemente.

Gesangsform (song institution): Regionale Population, die sich im Strophenaufbau und/oder in Elementtypen von anderen Populationen stark unterscheidet (vgl. MUNDINGER 1982).

Plastischer Gesang: Variabler Gesang während der Jugendzeit und außerhalb der Fortpflanzungszeit.

Sonagramm: Mit dem Sonagrammen hergestelltes Bild vom Frequenzverlauf.

Strophe: Folge von Elementen, die durch Pausen getrennt sind, die wesentlich kleiner sind als die zwischen Strophen.

Strophentyp: Strophen mit einer bestimmten Folge von Elementen mit weitgehend übereinstimmendem Tonhöhenverlauf.

¹⁾: Hier werden bei jeder Art nur eine oder wenige Arbeiten zitiert, in denen vorangegangene Arbeiten aufgeführt sind.

III. Material, Methoden und Dank

Von 22 handaufgezogenen Gartenbaumläufer-♂ wurden von sämtlichen auf Tonband aufgenommenen 1070 Strophen Sonagramme hergestellt. Zum Vergleich standen Sonagramme von etwa 600 Wildvögeln aus Europa und Nordafrika zur Verfügung (Verbreitungskarte: THIELCKE & WÜSTENBERG 1985).

Die handaufgezogenen ♂ wurden im Alter von 9–11 Tagen dem Nest entnommen. Vier ♂ wurden vom Alter von 88 bzw. 99 Tagen an einzeln in schallisolierten Kammern gehalten. Die übrigen 18 ♂ lebten in Arbeitsräumen, im Tierhaus oder in einem Gang im Dachgeschoß unseres Instituts in Käfigen von 40 x 50 x 100 cm. Weitere Einzelheiten sind im Abschnitt „Ergebnisse“ angeführt.

Die schallisolierten Kammern haben ein Innenvolumen von 0,46 m³. Sie wurden während der simulierten Naturtage mit 180 lux beleuchtet. Die Frischluftmotoren verursachen in den Kammern ein Dauergeräusch von 40–56 dB.

Für die Tonbandaufnahmen standen die Mikrophone DP4/x von Grampian, MB 215 von Peerles und Nagra III-Tonbandgeräte der Fa. Kudelski zur Verfügung. Vorgespielt wurde ebenfalls mit Nagra-Tonbandgeräten. Die Sonagramme wurden mit dem Sonographen 6061 B von Kay-Elementrics, Filterbreite 300 Hz angefertigt. Die abgebildeten Sonagramme wurden durchgezeichnet, wobei auf die Originale Transparentpapier gelegt wurde.

Die ♂ 5, 6 und 20 stammen aus dem Land Oldenburg und alle übrigen aus dem Landkreis Konstanz (vgl. Tab. 1).

Herr KARL OLTMER vermittelte einige der Jungvögel. Frau LUISE WEIDLE hat einen großen Teil der Versuchsvögel aufgezogen und versorgt, Frau MONIKA KROME hat die Sonagramme und Herr JOACHIM BECKERT die Abbildungen angefertigt. Dr. CLIVE K. CATCHPOLE überprüfte die englische Zusammenfassung. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft stellte Personalmittel zur Verfügung. Allen danke ich sehr herzlich.

IV. Ergebnisse

1. Erst in einer Gruppe und dann einzeln schallisoliert gehaltene ♂

Vorgeschichte: Die vier einzeln gehaltenen ♂ wurden zwei Nestern entnommen, und zwar im Alter von neun Tagen am 15. 5. bzw. am 26. 5. 82. Sie wurden vom 20. 5. bzw. 26. 5. zusammen mit ihren Geschwistern und einer Brut der Zwillingart Waldbaumläufer *Certhia familiaris* in einem zum Freiland vollständig schallisolierten Raum aufgezogen. Über einen Flur konnten sie dort andere im gleichen Haus gehaltene Arten hören. Im Alter von 99 bzw. 88 Tagen (13. 8.) wurden sie einzeln schallisoliert. Gesang von adulten Artgenossen können sie nur bis zum 9. Tag gehört haben. Danach haben sie nur Rufe und Jugendgesang von nahezu gleich alten Artgenossen und etwa gleich alten Waldbaumläufern gehört sowie über den Flur Stimmen anderer im selben Haus gehaltenen Arten. Vom Alter von 99 bzw. 88 Tagen an hat jeder nur sich selbst gehört.

1.1 Vergleich zwischen handaufgezogenen und freilebenden ♂

Übereinstimmungen (Abb. 1): Drei ♂ haben einen und ein ♂ hat zwei Strophentypen entwickelt. Auch freilebende ♂ haben 1–2 Strophentypen. Sowohl freilebende in Europa als auch handaufgezogene haben kurze Strophen mit kurzen Elementen, handaufgezogene haben zum Teil auch längere Elemente. Freilebende und handaufgezogene ♂ entwickeln kurze Strophen mit Elementen, die sich alle mindestens geringfügig voneinander unterscheiden. Die meisten Elemente lassen sich zwei Typen zuordnen oder von ihnen ableiten: (1) Elemente, die mit einem schnellen Tonhöhenabfall beginnen und dann mehr oder weniger auf gleicher Tonhöhe bleiben (z. B. die Elemente a, A, B, C in Abb. 1) und (2) Elemente mit schnellen Tonhöhen-Modulationen (z. B. die Elemente D, e, E, F in Abb. 1). Elemente des Typs 1 sind ähnlich wie der Rivalenruf *tüt* des Gartenbaumläufers und die des Typs 2 ähnlich wie der Stimmföhlungsruf *srib* (THIELCKE 1964). ♂ 4 hat nur Elemente des Typs 1. Die übrigen drei ♂ haben beide Ty-

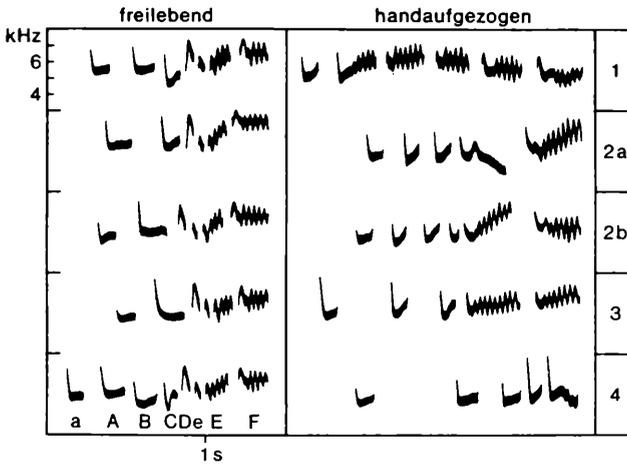


Abb. 1: Je eine Strophe von fünf freilebenden ♂ des Gartenbaumläufers vom Bodanrück (Süd-deutschland) und fünf Strophen von vier zunächst in einer Gruppe und dann einzeln schallisoliert gehaltenen ♂ aus demselben Gebiet. ♂ 1, 3 und 4 haben nur einen Strophentyp, ♂ 2 hat zwei (a, b). ♂ 1 und 2 bzw. 3 und 4 sind Nestgeschwister. — Alle handaufgezogenen singen anders und interindividuell stärker verschieden als wilde.

pen, wobei wie bei freilebenden ♂ Elemente des Typs 1 immer am Anfang der Strophe stehen. Der Tonhöhenbereich der Strophentypen ist bei freilebenden und handaufgezogenen weitgehend gleich. Sowohl handaufgezogene als auch wilde singen ihre Strophentypen sehr konstant (THIELCKE 1961, 1984).

Unterschiede (Abb. 1): Alle Strophentypen der handaufgezogenen sind anders als die der freilebenden, und zwar vor allem in der speziellen Qualität der Elemente. Dadurch ergibt sich zwangsläufig auch eine andere Folge der Elemente innerhalb der Strophe.

Zur speziellen Qualität: Die Elemente D und e der freilebenden fehlen den handaufgezogenen und die Elemente E und F der freilebenden, die interindividuell sehr formkonstant sind, kommen bei den handaufgezogenen nicht vor. Das vierte Element in der Strophe 2a gibt es bei freilebenden nicht.

Zur Folge der Elemente: ♂ 1 hat in seiner Strophe fünf mehrfach frequenzmodulierte Elemente, ♂ 2 eins bzw. drei, ♂ 3 zwei und ♂ 4 keines. Freilebende haben dagegen zwei mehrmals frequenzmodulierte Elemente am Schluß ihrer Strophe. ♂ 3 und 4 machen nach ihrem ersten Element eine wesentlich längere Pause als freilebende. Alle Strophen der handaufgezogenen sind länger als die der freilebenden.

Freilandversuche: Die Strophentypen 1 und 2b (Abb. 1) wurden wilden ♂ aus dem Herkunftsgebiet der handaufgezogenen vorgespielt. Die Reaktion war gegenüber beiden Strophen gering bis mittel und signifikant geringer im Vergleich mit einer Wildstrophe (THIELCKE & WÜSTENBERG 1985).

1.2 Vergleich der handaufgezogenen untereinander (Abb.1)

Die handaufgezogenen ♂ singen untereinander wesentlich verschiedener als die freilebenden. Die Strophen 2b und 3 sind einander am ähnlichsten. ♂ 2 singt seine beiden Strophentypen a und b ähnlich verschieden wie die übrigen ♂ untereinander. Die Strophentypen der Nestgeschwister 1 und 2 sowie 3 und 4 sind nicht ähnlicher als die der nicht aus demselben Nest stammenden ♂.

Tab. 1: In Gruppen handaufgezogene Gartenbaumläufer-♂, Datum der Trennung und Lernerfolg. In der ersten Spalte sind Nestgeschwister mit einer Klammer versehen. Für jeden von jedem ♂ entwickelten Strophentyp steht ein +, für jeden nicht übereinstimmenden ein -.

Nr. des Vogels	Geburtsjahr	Datum der Trennung	Lernen in der Gruppe	Abb.
10 } 11 }	1967	23. 1.68	+ +	4 4, 6
14 } 15 }	1967	13. 4.68	+ + + +	4, 6 4, 6
12 } 13 }	1967	13. 4.68	+ +	4 4
16 17 } 18 } 19 }	1968	14. 6.69 1.11.68 14. 6.69 14. 6.69	+ + + + + + +	5, 6 5 5, 7, 10 5
5 } 6 }	1969	18.10.69	- - - -	3 3, 6, 7, 8, 10
8 9	1970	22. 7.70	- - - -	3, 6 3, 6
7 } 22 }	1973	3. 8.73	- -	3, 8 7, 8
1 } 2 } 3 } 4 }	1982	13. 8.82	- - - - -	1 1 1 1

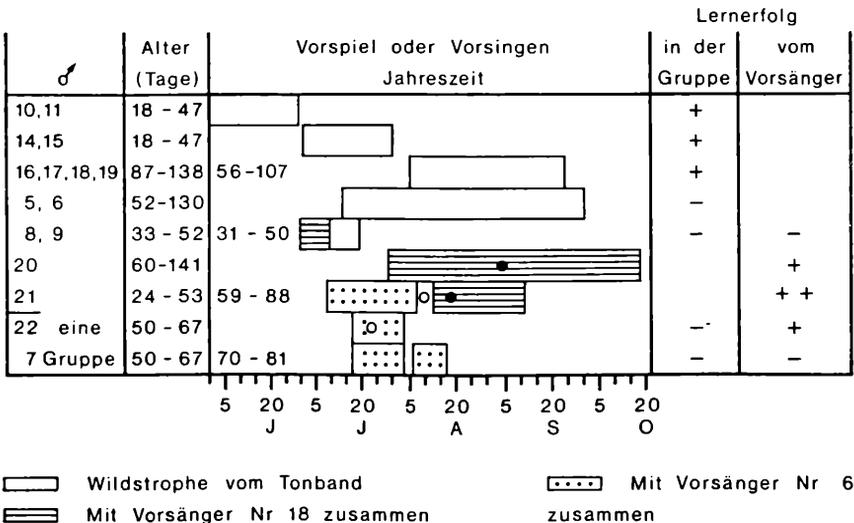


Abb. 2: Lebensalter und Jahreszeit, in denen handaufgezogene Gartenbaumläufer-♂ Tonbandgesang oder adulte Vorsänger hören konnten. Vorsänger 18 und Vorsänger 6 waren handaufgezogene ♂, die anders als wilde Gartenbaumläufer sangen. Erste gute Übereinstimmungen einer Strophe des Schülers mit dem Strophentyp der Vorsänger 18 ● und 6○.

2. Ohne besondere Schallisolation in Gruppen gehaltene ♂

Vorgeschichte: 16 ♂ wurden handaufgezogen und dabei und danach in sechs Gruppen gehalten, und zwar einmal vier in einer Gruppe und sechsmal zwei in jeder Gruppe (Tab. 1). Die Mitglieder der Gruppen wurden im ersten oder zweiten Kalenderjahr voneinander getrennt (Tab. 1). Den meisten in Gruppen gehaltenen ♂ wurde im ersten Kalenderjahr Wildgesang vom Tonband vorgespielt, ohne daß dies eine nachweisbare Wirkung auf ihren Gesang gehabt hätte (Abb. 2, Abschnitt 3). ♂ 7, 8, 9 und 22 hatten lebende Vorsänger (Abb. 2, Abschnitt 4).

2.1 Vergleich zwischen handaufgezogenen und freilebenden ♂

2.1.1 ♂ ohne Lernen in der Gruppe (Abb. 3)

Sechs in Zweiergruppen gehaltene ♂ haben nicht voneinander gelernt.

Übereinstimmungen sind prinzipiell wie die im Abschnitt 1 beschriebenen. Abweichend davon kommen häufiger Elemente vor, die sich nicht den Typen 1 und 2 zuordnen lassen (z. B. alle des ♂ 7: Abb. 3), und Elemente des Typs 2 können auch vor denen des Typs 1 in der Strophe angeordnet sein (zweites Element von ♂ 6 in Abb. 3).

Unterschiede: Auch die Strophentypen dieser handaufgezogenen ♂ sind alle anders als die der freilebenden (Abschnitt 1.1). Darüber hinaus singen die ♂ 6, 7 und 8 (in seinem Strophentyp b) noch stärker verschieden gegenüber freilebenden als die einzeln schallisoliert gehaltenen ♂. Bei allen drei ♂ sind nicht nur die Elemente anders, sondern auch die Syntax im Hinblick auf wilde Vögel. In dem Strophentyp von ♂ 7 stimmt kein einziges Element mit Elementen der Wildvögel überein. Die handaufgezogenen singen nicht nur längere (z. B. ♂ 8 in Abb. 3), sondern z. T. auch kürzere (♂ 9a in Abb. 3) Strophentypen als freilebende.

Freilandversuche: Die Strophentypen 5a und 7 (Abb. 3) wurden freilebenden ♂ in Süddeutschland vorgespielt. Auf 5a war die Reaktion relativ stark aber signifikant geringer als auf den Strophentyp eines freilebenden ♂, während auf den Strophentyp 7 kein Wildvogel antwortete (THIELCKE & WÜSTENBERG 1985).

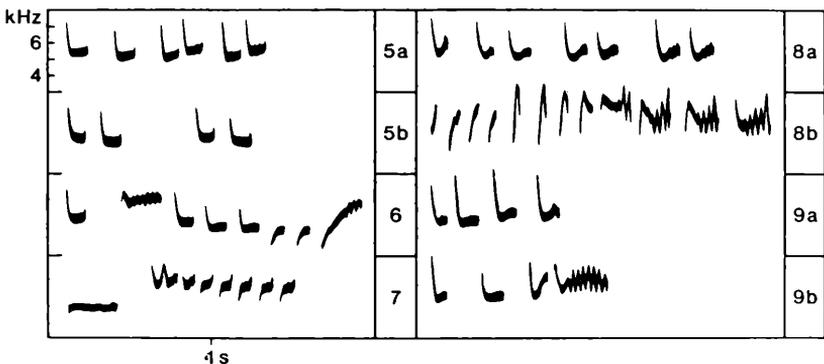


Abb. 3: Je eine Strophe von allen Strophentypen von fünf Gartenbaumläufersingern, die in Gruppen handaufgezogen wurden und keine übereinstimmenden Strophen entwickelt haben (Tab. 1). ♂ 5, 8 und 9 haben zwei Strophentypen (a, b) und ♂ 6 und 7 einen. ♂ 5 und 6 sind Nestgeschwister. — Alle singen anders und alle singen interindividuell stärker verschieden als wilde (Abb. 1).

2.1.2 ♂ mit übereinstimmendem Gesang in der Gruppe (Abb. 4 und 5)

Hierzu gehören 10 ♂, die in einer Vierer- und in drei Zweiergruppen gehalten wurden.

Übereinstimmungen entsprechen den in Abschnitt 2.1.1 geschilderten. Der von den ♂ 14 und 15 entwickelte Strophentyp a ist dem Wildgesang am ähnlichsten (Abb. 4).

Unterschiede: Die Strophentypen dieser handaufgezogenen ♂ sind ebenfalls alle anders als die der freilebenden (Abschnitt 1.1 und 2.1.1). Auch unter diesen ♂ singen einige ♂ sowohl in der Qualität einzelner Elemente als auch in der Syntax ganz anders als Wildvögel (z. B. ♂ 10, 14b, 15b, 16–19b). Die ♂ 14 und 15 haben sowohl einen Strophentyp entwickelt, der ähnlich wie Wildstrophen ist (Abb. 4: 14a, 15a), als auch einen unähnlichen (Abb. 4: 14b, 15b). Die meisten Strophen sind länger als die freilebender ♂ (Abb. 1, 4, 5).

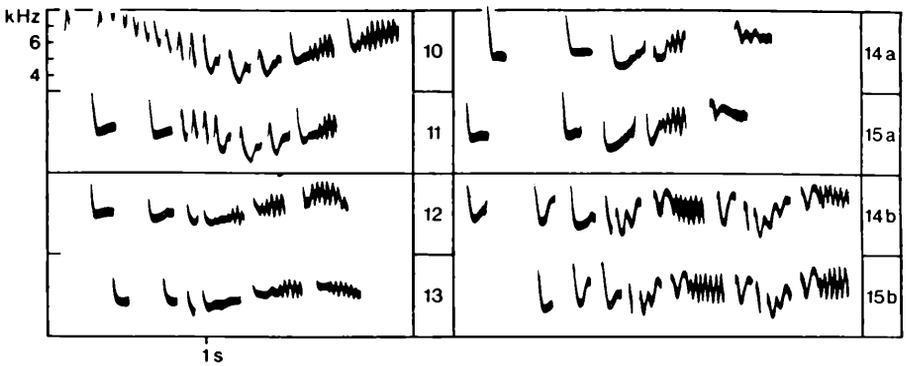


Abb. 4: Je eine Strophe von allen Strophentypen von sechs ohne besondere Schallisolation in Zweiergruppen handaufgezogenen Gartenbaumläufer-♂. ♂ 10 und 11, 12 und 13 sowie 14 und 15 gehören jeweils zu einer Gruppe. ♂ 14 und 15 haben je zwei Strophentypen (a, b). — Alle ♂ singen anders wie wilde (Abb. 1). Innerhalb der Gruppen singen alle übereinstimmend. Die Unterschiede zwischen den Gruppen sind groß.

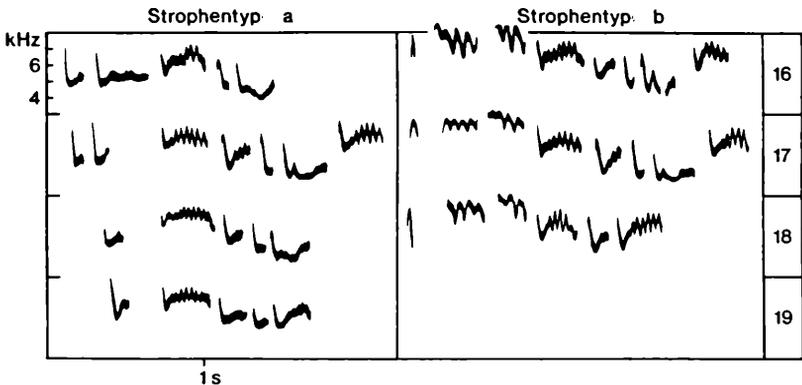


Abb. 5: Zwei Strophentypen (a, b) von vier ohne besondere Schallisolation in einer Gruppe handaufgezogenen Gartenbaumläufer-♂. ♂ 17, 18 und 19 sind Nestgeschwister. ♂ 17 wurde von den anderen am 1. 11. in seinem ersten Lebensjahr getrennt. — Alle ♂ singen anders wie wilde (Abb. 1). Alle ♂ verfügen über Strophentyp a und drei über b. ♂ 17 muß seine Strophen entwickelt haben, bevor es von den anderen ♂ seiner Gruppe getrennt wurde.

Freilandversuche: Die Strophentypen 13, 15a, 15b und 18a (Abb. 4, 5) wurden freilebenden ♂ in Süddeutschland vorgespielt. Die wilden ♂ beantworteten Strophentyp 15b gar nicht oder gering, die Strophen 13 und 18a schwach bis mittel und die Strophe 15a relativ stark, aber alle signifikant verschieden im Vergleich mit Wildstrophen (THIELCKE & WÜSTENBERG 1985). Die beiden Strophentypen des ♂ 15 wurden also von Wildvögeln ganz verschieden beurteilt.

2.2 Vergleich innerhalb der Gruppen

2.2.1 ♂ ohne Lernen in der Gruppe

Die ♂ 5 und 6, 8 und 9 sowie 7 und 22 haben zusammen mit ihrem jeweiligen Gruppenmitglied keine gemeinsame Strophe entwickelt (Tab. 1, Abb. 3). Die Gruppenmitglieder wurden in folgendem Alter voneinander getrennt: 5/6: 18. 10. (148 Tage alt), 8/9: 22. 7. (52 bzw. 54 Tage alt) und 7/22: 3. 8. (67 Tage alt). ♂ 22 hat die Strophe seines Vorsängers kopiert (Abschnitt 4), während das in derselben Gruppe gehaltene ♂ 7 die Strophe seines Vorsängers nicht erlernt hat.

2.2.2 ♂ mit übereinstimmendem Gesang in der Gruppe

10 ♂ haben Strophentypen entwickelt, die denen der Gruppenmitglieder entsprechen (Tab. 1, Abb. 4, 5). ♂ 17, das in seinem Geburtsjahr am 1. 11. von den übrigen Gruppenmitgliedern getrennt wurde, sang gleich gut übereinstimmend mit den anderen (Abb. 5).

Unterschiede: Die Strophen aller ♂ sind in Details von Strophen ihrer Gruppenmitglieder verschieden (Abb. 4, 5).

Tab. 2: Versuche zum Lernen vom Tonband. Gartenbaumläufer: Gb, Waldbaumläufer: Wb, Himalaja-Baumläufer: HB. Sonagramme der vorgespielten Strophen: Abb. 6.

♂	Vorspiel		Lernerfolg vom Tonband	
	Tage alt bzw. Datum im 2. Jahr	Art	tägl. x-mal	Typ a Typ b
10 11	18—47	Gb	80—345	— —
14 15	18—47	Gb, Wb, HB	jede 60—150	+? +? —
16 17 18 19	56—107 87—138	Gb	240—480 an 35 Tagen	— — — —
5 6	52—130	Gb	240—480 an 70 Tagen	— —
8 9	33—52 31—50	Gb	18 min. täglich	— —
12 13	19.2.—16.3. 27.2.—16.3.	Gb	480	— —
10 11	14.2.—16.3.	Gb	480	— —
14 15	14.2.—16.3.	Gb	480	— —

2.3 Vergleich zwischen Gruppen und Strophentypen

Die Unterschiede zwischen den Gruppen (Abb. 4, 5) sind ähnlich groß wie zwischen den ♂, die in der Gruppe nicht voneinander gelernt haben (Abb. 3). Die zwei Strophentypen, die ♂ 14 und 15 entwickelt haben, sind extrem verschieden (Abb. 4).

3. Einfluß von Tonbandgesang

12 ♂ wurde eine Wildstrophe des Gartenbaumläufers zu verschiedenen Zeiten während ihres Geburtsjahres vorgespielt (Abb. 2, Tab. 2), ♂ 14 und 15 bekamen außerdem je einen Strophentyp des Waldbaumläufers und einen des Himalaja-Baumläufers *Certhia himalayana* vorgespielt. Vermutlich hatte das Vorspielen keinen, allenfalls einen geringen Einfluß auf die Ausbildung der Strophentypen der handaufgezogenen ♂ (Abb. 6). Nicht ausgeschlossen ist z. B. Lernen von der vorgespielten Wildstrophe beim Strophentyp a der ♂ 14 und 15 (Abb. 4; THIELCKE 1970).

Sechs ♂ wurde die Strophe eines freilebenden Gartenbaumläufers im zweiten Kalenderjahr vorgespielt. Die ♂ 12 und 13 hörten dabei die Tonbandstrophe zum ersten Mal, die übrigen ♂ hatten sie schon im ersten Kalenderjahr gehört (Tab. 2). Die im zweiten Kalenderjahr vorgespielte Wildstrophe hatte keinen Einfluß auf die Versuchsvögel (z. B. Abb. 6: 14, 15).

4. Lernen von Vorsängern

Sechs junge ♂ wurden in ihrem ersten Lebensjahr mit erwachsenen handaufgezogenen ♂ verschieden lange zusammen in einem Raum gehalten bzw. konnten erwachsene ♂ über Lautsprecher hören (Abb. 2). Die beiden Vorsänger sangen abweichend vom Gesang wilder Gartenbaumläufer.

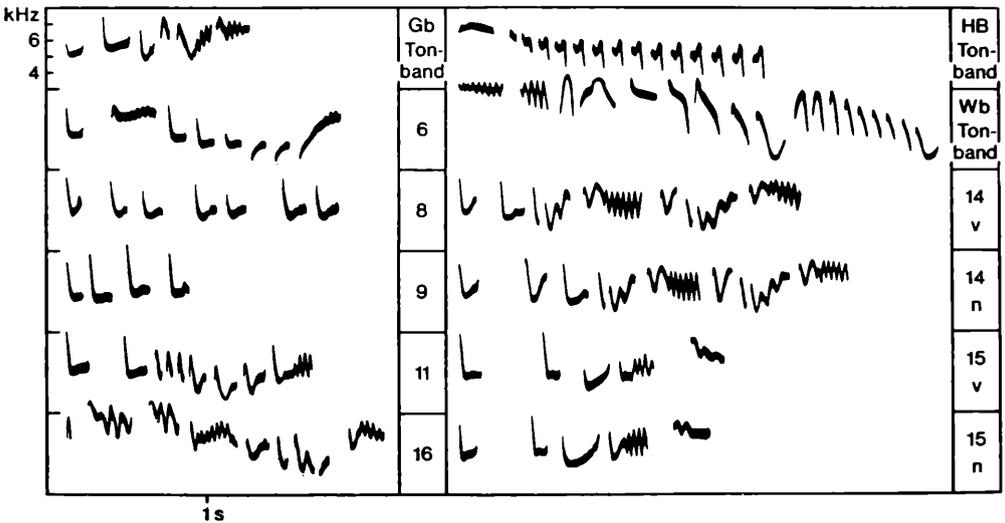


Abb. 6: Die Wildstrophe eines Gartenbaumläufers (Gb) hörten vom Tonband: ♂ 6, 8, 9, 11, 16. Die Wildstrophen eines Gartenbaumläufers (Gb), eines Himalaja-Baumläufers (HB) und eines Waldbaumläufers (Wb) hörten die ♂ 14 und 15. Die vorgespielte Gartenbaumläufer-Strophe könnte einen Einfluß allenfalls auf ♂ 15 gehabt haben. Die ♂ 14 und 15 hörten im Februar ihres zweiten Kalenderjahres noch einmal die Tonbandstrophe eines Gartenbaumläufers. Die Strophe v wurde vor und die Strophe n nach der zweiten Vorspielzeit aufgenommen. — Nachweis für fehlenden Einfluß von Tonband-Gesang.

4.1 ♂, die Strophen ihres Vorsängers kopierten

♂ 20 war im Alter von 60–141 Tagen zusammen mit dem einjährigen ♂ 18 in meinem Arbeitsraum (Abb. 2). Beide konnten sich nicht sehen. ♂ 18 verfügte über zwei Strophentypen. ♂ 20 hat einen der beiden Strophentypen vom Lehrer 18 erlernt (Abb. 7). Außerdem hat ♂ 20 einen Strophentyp selbst entwickelt.

♂ 21 war im Alter von 24–53 Tagen mit dem zweijährigen ♂ 6 in meinem Arbeitsraum. Beide konnten sich nicht sehen. Der Lehrer (♂ 6) verfügte über einen Strophentyp. Der Schüler (♂ 21) hat diesen Strophentyp erlernt (Abb. 7). Nachdem das junge ♂ 21 im Alter von 57 Tagen die Strophe seines Lehrers nachgeahmt hatte (Abb. 2), wurde es im Alter von 59–88 Tagen mit dem dreijährigen ♂ 18 zusammen in meinem Arbeitszimmer gehalten (Abb. 2). Beide konnten sich nicht sehen. ♂ 21 hat die beiden Strophentypen von seinem zweiten Lehrer (♂ 18) ebenfalls erlernt (Abb. 7). Damit hatte ♂ 21 drei erlernte und außerdem zwei selbst entwickelte Strophen in seinem Repertoire (THIELCKE 1984).

♂ 22 war im Alter von 50–67 Tagen mit seinem Nestgeschwister 7 zusammen in meinem Arbeitszimmer. Beide konnten das vierjährige ♂ 6 über Lautsprecher hören, während ♂ 6 die beiden Jungen nicht hören konnte (Abb. 2). ♂ 6 sang einen Strophentyp, den ♂ 22 kopierte.

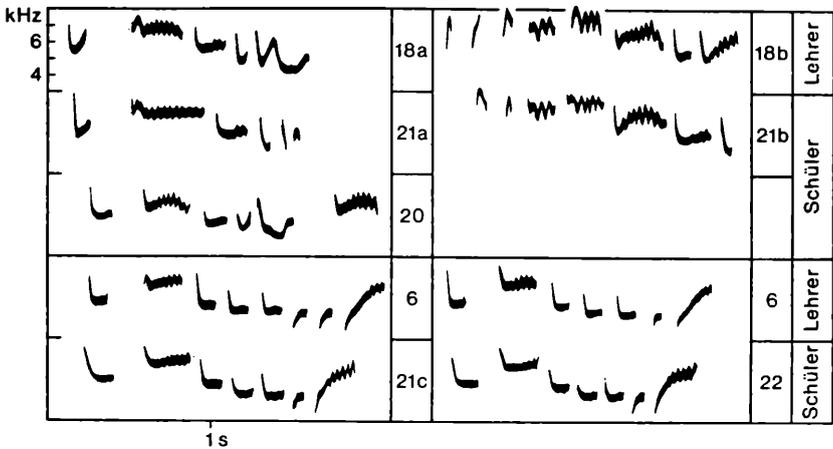


Abb. 7: Strophen von zwei Lehrern (♂ 18 und 6) und drei Schülern (♂ 20, 21, 22). Die Lehrer waren handaufgezogene ♂, deren Strophentypen von denen freilebender ♂ verschieden waren. Schüler 21 hat drei Strophentypen von zwei Lehrern kopiert. — Nachweis für Tradition von stark veränderten Signalen.

4.2 ♂, die Strophen ihres Vorsängers nicht erlernten

♂ 8 und 9 waren im Alter von 31–50 bzw. 33–52 Tagen zusammen mit Vorsänger ♂ 18 für jeweils 30 Minuten am Tage in meinem Arbeitszimmer. Keiner von den beiden jungen ♂ kopierte die Strophe seines Vorsängers (Abb. 2). Beide junge ♂ entwickelten je zwei Strophentypen, die nicht miteinander übereinstimmten (Abb. 3).

♂ 7 hörte im Alter von 50–67 Tagen zusammen mit seinem gleich alten Bruder ♂ 22 das erwachsene ♂ 6 über Lautsprecher. Danach war ♂ 7 im Alter von 69–80 Tagen zusammen mit ♂ 6 in meinem Arbeitsraum. ♂ 7 erlernte den Strophentyp von ♂ 6 nicht, sondern entwickelte einen Strophentyp selbst (Abb. 8).

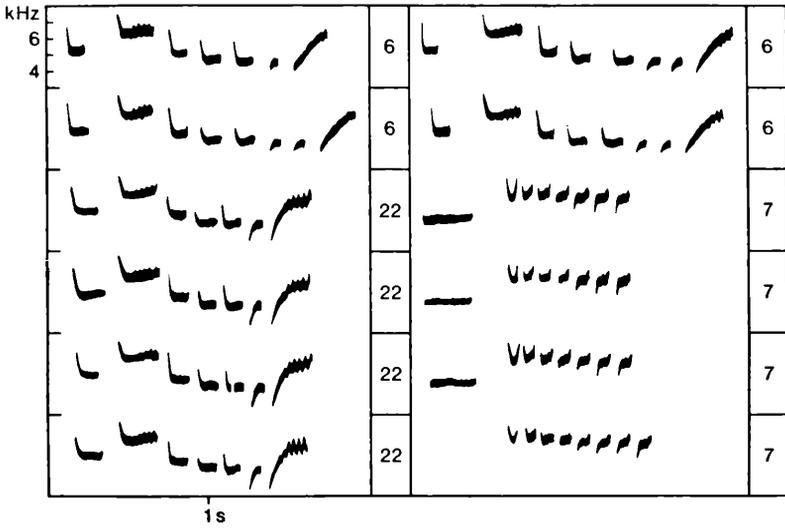


Abb. 8: Vier Strophen des Vorsängers 6 (10. 8. 73). Vier Strophen des ♂ 22 (20. 5. 74), das den Strophentyp seines Lehrers 6 kopierte. Vier Strophen des ♂ 7 (4. 6. 74), das den Strophentyp seines Lehrers 6 nicht erlernte, sondern eine eigene Strophe entwickelte. — Nachweis für Lernen von einem lebenden Vogel, der nur über Lautsprecher zu hören war, und für Nichtlernen.

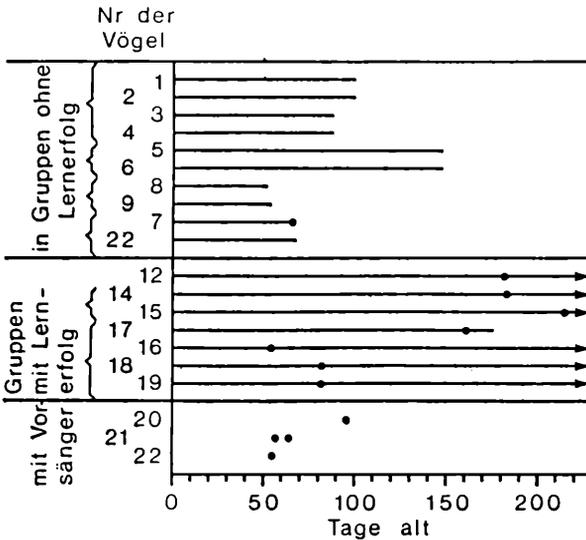


Abb. 9: Daten, die über die sensible Phase für Gesangslernen des Gartenbaumläufers Auskunft geben. ● Strophen des Jungen stimmen mit dem Strophentyp des Vorsängers bzw. mit dem in der Gruppe oder selbst entwickelten Strophentyp überein. Die horizontalen Linien geben an, wie lange jeder Vogel in einer Gruppe gehalten wurde. ♂ derselben Gruppe sind mit Klammern gekennzeichnet.

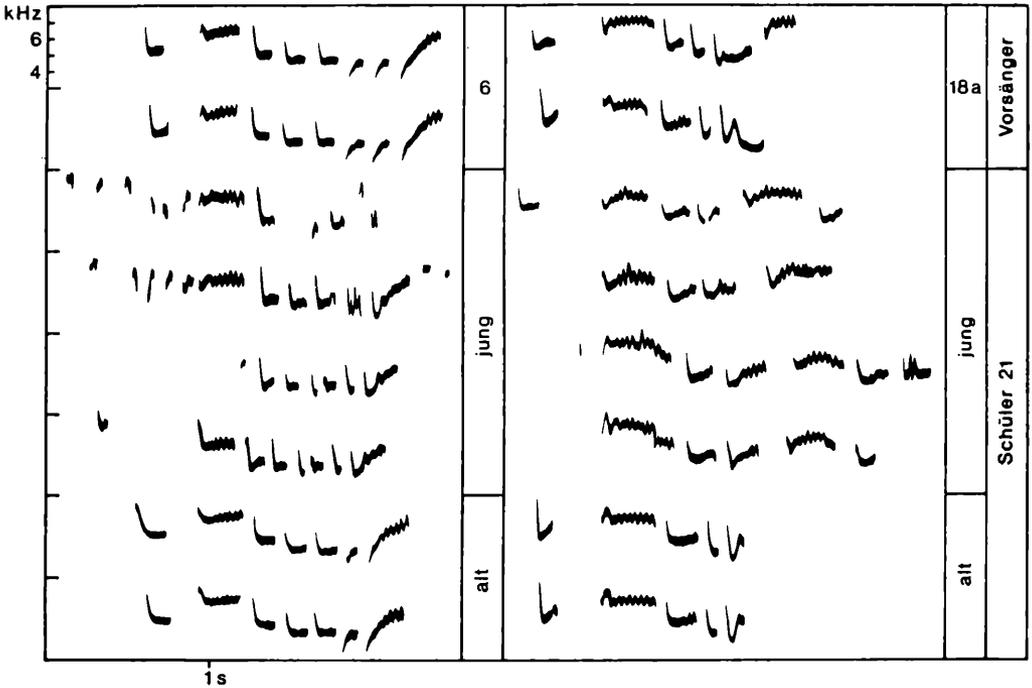


Abb. 10: Je zwei Strophen der Vorsänger 6 und 18. Jung: Je vier Nachahmungen dieser Strophen von Schüler 21 während dessen plastischer Phase im ersten Kalenderjahr am 11. 8. (links) und am 18./20. 8. (rechts). Alt: Je zwei Strophen von Schüler 21 während der stabilen Phase im zweiten Kalenderjahr. — Nachweis für Nachahmungen erlernter Strophen während der sensiblen Phase im ersten Kalenderjahr.

5. Sensible Phase

Die drei ♂ 20, 21 und 22 haben ihre erlernten Strophentypen zum ersten Mal mit 53 bis 96 Lebenstagen gesungen (Abb. 9). In dieser Zeit stimmt ein Teil der Kopien schon gut mit dem Vorbild überein (Abb. 10). Auch der innerhalb einer Gruppe entwickelte Strophentyp war bei ♂ 16 bereits im Alter von 53 Tagen nachweisbar. Die ♂ 18 und 19 sangen ihren gemeinsamen Strophentyp mit 82 Tagen (Abb. 9). ♂ 7 brachte mit 66 Tagen seinen selbst entwickelten Strophentyp (Abb. 9). Die Qualität der Übereinstimmungen war in allen Fällen ähnlich wie bei ♂ 21 mit den ♂ 6 und 18 (Abb. 10).

In der Zeit zwischen 50. und 100. Lebenstag, die nach den bisher angeführten Daten eine oder die sensible Phase für Gesangslernen ist, liegt aber auch das Trennungsalter von vier Gruppen, deren Mitglieder ihre Strophentypen nicht angeglichen haben (Abb. 9). Die ♂ 5 und 6 waren sogar bis zum Alter von 148 Tagen ohne Lernerfolg zusammen.

Die nach dem 150. Lebenstag liegenden Erstnachweise für Übereinstimmungen (Abb. 9) besagen nicht, daß an diesen Tagen Übereinstimmungen zum ersten Mal vorkamen, eher geben sie Daten an, zu denen die sensible Phase spätestens abgeschlossen ist.

Vom zweiten Kalenderjahr an gibt es keinen Nachweis für Lernen (Tab. 2).

V. Diskussion

Angeborenes und Erlerntes: Alle 22 handaufgezogenen Gartenbaumläufer-♂ singen anders als Wildvögel aus dem Herkunftsgebiet der handaufgezogenen. Diese Feststellung ist nicht überraschend, denn mittlerweile liegen entsprechende Befunde von 41 Oscines-Arten vor (THIELCKE 1977, KROODSMA & BAYLIS 1982). Über den Grad der Unterschiede ist dagegen viel weniger bekannt. Da der optische Vergleich der Sonagramme zwangsläufig subjektiv ist, haben wir 16 Strophentypen von handaufgezogenen ♂ Wildvögeln vorgespielt (THIELCKE & WÜSTENBERG 1985). Diese Methode wurde bisher in wesentlich geringerem Umfang nur bei Gartenbaumläufer, Waldbaumläufer, Tannenmeise *Parus ater* und Sumpfmeise angewandt (THIELCKE 1970, 1973a, 1973b, BECKER 1978). Gartenbaumläufer reagieren auf Strophentypen handaufgezogener Artgenossen überhaupt nicht oder relativ stark oder zwischen diesen Extremen, aber immer statistisch gesichert weniger als auf Wildgesang. Sogar zwei verschiedene Strophentypen desselben ♂ können gar keine bzw. relativ starke Antworten hervorrufen (THIELCKE & WÜSTENBERG 1985). So unterliegt es offenbar dem Zufall, ob ein junges handaufgezogenes ♂ eine dem Wildgesang mehr oder weniger ähnliche Strophe entwickelt. Dabei spielt eine wichtige Rolle, wie oft und in welcher Reihenfolge Gesangselemente verwendet werden, die ähnlich wie die arteigenen Rivalenrufe *tüt* und die Stimmfühlergerufe *srih* klingen. Diese Rufe werden auch von Wildvögeln als Gesangselemente verwendet (THIELCKE 1964).

Die interindividuelle Variation der Strophentypen von einzeln isoliert Handaufgezogenen ist viel größer als die der Wildvögel. Dieser Befund trifft nicht nur zu im Hinblick auf die zwei Herkunftspopulationen, sondern auf insgesamt 24 Populationen aus Mittel-, Südwest- und Südosteuropa (vgl. THIELCKE & WÜSTENBERG 1985). Daraus ergibt sich, daß Lernen die interindividuelle Variationsbreite des Gartenbaumläufer-Gesangs verengt. Dies gilt auch unter Laborbedingungen.

Ob diese Feststellungen für intraspezifisches Gesangslernen allgemein gelten, bleibt zu untersuchen. Junco *Junco oreganus*, Weißkopffammerfink, Tannenmeise und Zilpzalp entwickeln bei Lernenzug ebenfalls eine große interindividuelle Variation (vgl. MARLER et al. 1962, MARLER 1970, THIELCKE 1973b, 1983). Der Gesang von Arten mit großem Repertoire und großer interindividueller Variation wie bei der Singammer *Melospiza melodia* ist schwer zu analysieren, so daß weder KROODSMA (1977) hierzu Angaben macht, noch die in seiner Arbeit abgedruckten Sonagramme Aussagen hierzu erlauben.

Gruppeneffekt: Insgesamt wurden 20 handaufgezogene ♂ zeitweise oder dauernd in Gruppen gehalten (Tab. 1). Die Gruppenmitglieder, die mindestens bis zum Alter von 175 Tagen (1.11.) zusammen gehalten wurden, entwickelten übereinstimmende Strophentypen. Dies waren insgesamt 10 ♂ in einer Vierer- und in drei Zweiergruppen. Vor dem 100. Lebensstag getrennte ♂ haben dagegen nicht übereinstimmend gesungen. Zu diesen gehören eine Vierer- und zwei Zweiergruppen sowie eine Zweiergruppe, die erst mit 148 Tagen am 18. 10. getrennt wurde (Tab. 1).

Offenbar entwickeln Junge in der Gruppe nur dann gemeinsame Strophentypen, wenn ein Gruppenmitglied während der sensiblen Phase für Gesangslernen bereits eine oder mehrere relativ konstante Strophen singt. Bei vier ♂, die in Gruppen gehalten wurden, konnte ich im Alter von 53 bis 82 Tagen bereits relativ konstante Strophen feststellen (Abb. 9). Derartige selbst entwickelte Strophen entstehen vielleicht prinzipiell ähnlich wie erlernte bei anderen Arten (KONISHI 1965, MARLER 1981), indem die Strophe im Gehirn des Jungen schon fixiert ist, bevor es diese Strophe genau singen kann (vgl. THIELCKE 1984).

Mehr oder weniger starke Angleichung des Gesangs bei in Gruppen aufgewachsenen ♂ wurde auch bei anderen Arten festgestellt: Buchfink (THORPE 1958), Roter Kardinal (DITTS & LEMON 1969), Weißkopffammerfink (MARLER 1970), Waldbaumläufer und Tannenmeise (THIELCKE 1970, 1973b), Schilffink *Lonchura flaviprymna* (GÜTTINGER 1973) und Sumpfmeise (BECKER 1978).

Einfluß von Tonbandgesang: Die sensible Phase für Gesangslernen beginnt beim Gartenbaumläufer vermutlich im Alter von ungefähr 50 Tagen. Wenn diese Annahme richtig wäre, hätten die ♂ 5, 6, 16, 17, 18 und 19 die Strophe eines Wildvogels vom Tonband über längere Zeit während ihrer sensiblen Phase zwar gehört, aber keines dieser sechs ♂ hat die Tonbandstrophe kopiert (Abb. 3, 4, 6). Der Wildstrophe am ähnlichsten ist der Strophentyp a von ♂ 14 und 15, die den Tonbandgesang im Alter von 18–47 Tagen gehört haben, also vor dem vermuteten Beginn der sensiblen Phase. Allerdings kann nicht sicher ausgeschlossen werden, daß Gartenbaumläufer auch schon vor ihrem 50. Lebenstag Gesang lernen können. Wahrscheinlich lernen Arten, die zum Lernen persönliche Beziehungen brauchen, ebenfalls nicht vom Tonband, wie z. B. Gimpel *Pyrrhula pyrrhula* (NICOLAI 1959), Zebrafink *Taeniopygia guttata*, Japanisches Mövchen *Lonchura striata* (IMMELMANN 1967, 1969), und Strohwitwe *Tetraenura fischeri* (NICOLAI 1964, 1973).

Im Gegensatz zu diesen Arten lernen andere Arten Gesang vom Tonband: Buchfink (THORPE 1958, KONISHI & NOTTEBOHM 1969), Amsel *Turdus merula* (THIELCKE & THIELCKE-POLTZ 1960), Roter Kardinal (DITTUS & LEMON 1969), Weißkopffammerfink (MARLER 1970), Sumpffammer *Melospiza georgiana* (MARLER & PETERS 1977, 1981), Sumpfmehse (BECKER 1978), Singammer (MARLER 1981) und Langschnabel-Sumpfzaunkönig *Cistothorus palustris* (KROODSMA 1982b).

Einfluß von Vorsängern: Drei junge ♂ lernten von zwei adulten Vorsängern insgesamt fünf Strophentypen (Abb. 7), und drei junge ♂ kopierten die Strophentypen derselben Vorsänger nicht. Die ♂ 8 und 9 lernten von ihrem Vorsänger vermutlich deshalb nicht, weil sie nur vor der (vermuteten) sensiblen Lernphase mit ihm zusammen waren und/oder weil sie ihn täglich nur kurze Zeit hören konnten (Abb. 2, Tab. 2). Warum ♂ 7 den Strophentyp seines Vorsängers nicht kopiert hat, liegt wahrscheinlich an den besonderen Versuchsbedingungen, denen es ausgesetzt war, auf die nun eingegangen werden soll.

Alle jungen ♂, die Strophentypen von adulten ♂ erlernt haben, konnten ihren Lehrer nicht sehen. Danach hätten andere Junge auch vom Tonband lernen müssen. Da dies nicht geschehen ist, muß man zusätzliche Voraussetzungen annehmen, die für Lernen notwendig sind. Der Lernerfolg von ♂ 22 gibt dazu Hinweise. ♂ 22 konnte seinen Vorsänger nur über Lautsprecher hören, der Vorsänger aber nicht seinen Schüler. Wiederholt habe ich bei ihnen folgende Scheinkommunikation festgestellt. Das adulte ♂ brachte regelmäßig schnell gereichte *tüt*-Rivalenrufe, danach eine Pause, *tüt*-Rivalenrufe, Pause usw. Das junge ♂ antwortete in den Pausen des alten mit eigenen Rivalenrufen und hatte dann offensichtlich den Eindruck, der andere Vogel reagiere auf seine Rufe. Das junge ♂ antwortete darauf umso heftiger, und zwar mit dem Drohriller. Dadurch entstand die Scheinkommunikation. Schein deswegen, weil das adulte ♂ das junge nicht hören konnte. Für das junge ♂ war der Vorgang offensichtlich eine echte Rivalen-Auseinandersetzung.

Aus diesen Befunden leite ich folgende Hypothese ab: Junge Gartenbaumläufer-♂ erkennen adulte Artgenossen alleine an deren Rivalenrufen, deren Motorik wahrscheinlich angeboren ist. Kommt es zwischen jungen und alten zu akustischen Auseinandersetzungen, weiß das junge ♂, daß es von dem Rivalen Gesang lernen muß. Auf diese Weise wäre sichergestellt, daß junge ♂ nur von Artgenossen lernen und ihr Gesang von männlichen Artgenossen verstanden wird. Offensichtlich funktioniert dieses System vollkommen, denn es wurde im Freiland noch nie ein Gartenbaumläufer beobachtet, der eine andere Art imitiert hätte. Welche Rolle optische Reize im Freiland spielen und wie ♀ auf arteigenen Gesang geprägt werden, ist unbekannt.

Alle bisher untersuchten Oscines-Arten erlernen Teile ihres Gesanges (THIELCKE 1977, KROODSMA 1982a). Hieran schließt sich die Frage an, woran oder wie sie das für ihre Kommunikation hochbedeutsame durch Lernen modifizierte Signal Gesang erkennen. Andere Arten lösen dieses Problem, indem nur von Adulten gelernt wird, zu denen eine persönliche Beziehung besteht, oder sie erkennen artspezifischen Gesang an

bestimmten Grundstrukturen (z. B. THIELCKE 1977, KROODSMA 1982a, MARLER & PETERS 1977).

Bei Weißkopffammerfink und Langschnabel-Sumpfszaunkönig ist die Länge der sensiblen Phase für das Erlernen des Gesanges abhängig von der Art der Darbietung. So endet die Bereitschaft zu lernen vom Tonband früher (mit 50 Tagen bzw. im Herbst) als von einem lebenden Vorsänger. Vom Vorsänger werden noch nach dem 50. Tag bzw. im Frühjahr Strophen kopiert (BAPTISTA & PETRINOVICH 1984, KROODSMA & PICKERT 1984). Der lebende Vorsänger ist bei diesen Arten offensichtlich attraktiver als der Tonband-Gesang, während Gartenbaumläufer den lebenden Vorsänger noch nötiger haben oder sogar unverzichtbar brauchen.

Nachsingen während der sensiblen Phase: Während die meisten untersuchten Arten zur Zeit ihrer frühen sensiblen Phase Gesang lernen, ohne ihn während dieser Zeit zu produzieren (Zusammenfassung: KROODSMA 1982a), singen Gartenbaumläufer schon im Alter von 53 bis 96 Tagen Kopien, die zum Teil gut mit dem Vorbild und ihrem späteren Gesang übereinstimmen (Abb. 10).

Sensible Phase: Die aufgrund der vorliegenden Daten angenommene sensible Phase für Gesang liegt beim Gartenbaumläufer zwischen dem 50. und 100. Lebensstag. Genauere Angaben lassen sich dazu erst anhand eines größeren Materials machen. Sicher ist aber, daß vom zweiten Kalenderjahr an nicht mehr gelernt wird. Selbstentwickelte wie kopierte Strophen bleiben beim Gartenbaumläufer zeitlebens stabil (THIELCKE 1984).

Manche Arten können zeitlebens lernen, bei anderen liegt die sensible Phase im ersten Kalenderjahr und bei wieder anderen im ersten und zu Beginn des zweiten Jahres (Zusammenfassung: KROODSMA 1982b).

Labor- und Freilandbefunde lassen sich wie folgt in Einklang bringen: Junge Gartenbaumläufer müssen Teile ihres Gesangs erlernen. Sie tun dies wahrscheinlich in der Regel in der Nähe ihrer späteren Ansiedlung. Dabei erkennen sie adulte Artgenossen an deren Rivalenrufen, streiten sich mit ihnen und lernen dabei den (die) Strophentyp(en) des adulten. Auf diese Weise bleiben die Populationen kennzeichnenden Dialekte (THIELCKE 1965) erhalten.

Wenn sich Jungvögel in Gegenden ansiedeln, in denen es keine erwachsenen Artgenossen gibt, entwickeln sie einen interindividuell übereinstimmenden Gesang, der von dem ihrer Heimat mehr oder weniger stark verschieden ist. Der Grad der Verschiedenheit hängt vom Zufall ab. Er entspricht der im Labor gefundenen Variationsbreite. Dieser Ablauf wird gehäuft im Süden der Verbreitung auftreten, wo Gartenbaumläufer nur inselartig vorkommen und im Gesang tatsächlich stärker von dem in weiten Teilen Europas abweichen (THIELCKE & WÜSTENBERG 1985).

Zusammenfassung

Handaufgezogene, schallisoliert oder in normalen Institutsräumen gehaltene Gartenbaumläufer-♂ entwickelten einen bis fünf Strophentypen, die alle von denen freilebender Artgenossen verschieden sind (Abb. 1). Ein Teil der in Gruppen von zwei bis vier handaufgezogenen ♂ brachte übereinstimmende Strophentypen (Abb. 4, 5). Die interindividuelle Variation des Gesangs ist bei handaufgezogenen viel größer als bei freilebenden, sofern die in Gruppen handaufgezogenen ihre Strophentypen nicht aneinander angeglichen hatten (Abb. 3).

Wildgesang, der vom Tonband vorgespielt wurde, hatte keinen, in einem Fall vielleicht einen Einfluß auf die von den Jungen entwickelten Strophentypen. Drei junge ♂ lernten von zwei handaufgezogenen Vorsängern fünf Strophentypen, ohne daß sich Lehrer und Schüler während der Lehrzeit sehen konnten (Abb. 7). Vermutlich erkennt der Jungvogel adulte männliche Gartenbaumläufer als Artgenossen an deren Rivalenrufen, deren Motorik wahrscheinlich angeboren ist. Vermutlich sind akustische Rivalenkämpfe notwendig, damit der Jungvogel ein adultes ♂ als Gesangsvorbild akzeptiert.

Die sensible Phase für das Erlernen des Gesangs liegt vermutlich ungefähr zwischen dem 50. und 100. Lebensstag. Junge Gartenbaumläufer singen bereits im Alter von 53 bis 96 Tagen Kopien von Strophentypen, die zum Teil gut mit dem Vorbild und in ihrem späteren Gesang übereinstimmen (Abb. 10).

Summary

Song Learning of Short-toed Tree Creepers (*Certhia brachydactyla*)

Males of Short-toed Tree Creepers hand-reared in acoustic isolation or in normal rooms of our institute, developed one to five song types, which are all different from those of wild conspecifics (fig. 1). Several males kept in groups of two to four shared their song types (fig. 4, 5). The inter-individual variation of the song of hand-reared birds is larger than that of wild birds, if they did not share their song types (fig. 3).

Playback with song of wild males had no influence on song types developed by juvenile males except perhaps in one case. Three juvenile males copied five song types from two hand-reared tutors without visual contact between tutor and pupils (fig. 7). Juvenile males probably recognize adult male Short-toed Tree Creepers as conspecific by their rival calls, whose motor activity may be innate. Acoustic fights between rivals are probably necessary for acceptance a tutor by a juvenile male.

The sensitive phase for song learning probably lies between approximately 50th and 100th day of life. Juvenile Short-toed Tree Creepers even sing between 53 and 96 days copies of song types which agree fairly well with the song type of the tutor and the same song type in their full song (fig. 10).

Literatur

- Baker, M. C. (1982): Genetic population structure and vocal dialects in *Zonotrichia* (Emberizidae). In: Kroodsma, D. E., & E. H. Miller: Acoustic communication in birds 2: 209—235. Academic Press, New York & London. ● Baptista, L. F., & J. R. King (1980): Geographical variation in song and song dialects of montane White-crowned Sparrow. *Condor* 82: 267—284. ● Baptista, L. F., & L. Petrinovich (1984): Social interaction, sensitive phases and the song template hypothesis in the White-crowned Sparrow. *Anim. Behav.* 32: 172—181. ● Becker, P. H. (1978): Der Einfluß des Lernens auf einfache und komplexe Gesangstrophen der Sumpfschneise (*Parus palustris*). *J. Orn.* 119: 388—411. ● Dittus, W. P. J., & R. E. Lemon (1970): Auditory feedback in the singing of Cardinals. *Ibis* 112: 544—548. ● Güttinger, H. R. (1973): Kopiervermögen von Rhythmus und Strophenaufbau in der Gesangsentwicklung einiger *Lonchura*-Arten (Estrildidae). *Z. Tierpsych.* 32: 374—385. ● Immelmann, K. (1967): Zur ontogenetischen Gesangsentwicklung bei Prachtfinken. *Verh. Deutsch. Zool. Ges. Göttingen 1966, Zool. Anz.* 30 Suppl., S. 320—332. ● Ders. (1969): Song development in the Zebra Finch and other Estrildid Finches. In: R. A. Hinde: Bird vocalizations. Cambridge University press. ● Konishi, M. (1965): The role of auditory feedback in the control of vocalization in the White-crowned Sparrow. *Z. Tierpsych.* 22: 770—783. ● Konishi, M., & F. Nottebohm (1969): Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations. In: R. A. Hinde: Bird vocalizations, 29—48. Cambridge University press. ● Kroodsma, D. E. (1977): A re-evaluation of song development in the Song Sparrow. *Anim. Behav.* 25: 390—399. ● Ders. (1982a): Learning and the ontogeny of sound signals in birds. In: Kroodsma, D. E., & E. H. Miller: Acoustic communication in birds 2: 1—23. Academic Press, New York & London. ● Ders. (1982b): Die Ontogenese des Vogelgesangs. In: Immelmann, K., G. Barlow, L. Petrinovich & M. Main: Verhaltensentwicklung bei Mensch und Tier: 626—639. Parey, Berlin & Hamburg. ● Kroodsma, D. E., & J. R. Baylis (1982): Appendix: A world survey of evidence for vocal learning in birds. In: Kroodsma, D. E., & E. H. Miller: Acoustic communication in birds 2: 311—337. Academic Press, New York & London. ● Kroodsma, D. E., & R. Pickert (1984): Sensitive phases for song learning: Effects of social interaction and individual variation. *Anim. Behav.* 32: 389—394. ● Marler, P. (1970): A comparative approach to vocal learning: Song development in White-crowned Sparrows. *J. comp. physiol. psychol. monogr.* 71: 1—25. ● Ders. (1981): Birdsong: the acquisition of a learned motor skill. *Trends neurosci.* 4: 88—94. ● Marler, P., M. Kreith & M. Tamura (1962): Song development in hand-raised Oregon Juncos. *Auk* 79: 12—30. ● Marler, P., & S. Peters (1977): Selective vocal learning in a sparrow. *Science* 198: 519—521. ● Dies. (1981): Sparrows learn adult song and more from memory. *Science* 213: 780—782. ● Munding, P. C. (1982): Microgeographic and macrogeographic variation in acquired vocalizations of birds. In: Kroodsma, D. E., & E. H. Miller: Acoustic communication in birds 2, 147—208. Academic Press, New York & London. ● 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. ● Ders. (1973): Das Lernprogramm in der Gesangsausbildung der Strohvitwe *Tetraenura fischeri* Reichenow. *Z. Tierpsych.* 32: 113—138. ● Slater, P. J.

- B., & S. A. Ince (1979): Cultural evolution in Chaffinch song. *Behav.* 71: 146–166. ● Dies. (1982): Song development in Chaffinches: What is learnt and when? *Ibis* 124: 21–26. ● Thielcke, G. (1961): Stammesgeschichte und geographische Variation des Gesanges unserer Baumläufer (*Certhia familiaris* L. und *Certhia brachydactyla* Brehm). *Z. Tierpsych.* 18: 188–204. ● Ders. (1964): Zur Phylogenese einiger Lautäußerungen der europäischen Baumläufer (*Certhia brachydactyla* Brehm und *Certhia familiaris* L.). *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 2: 383–413. ● Ders. (1965): Gesangsgeographische Variation des Gartenbaumläufers (*Certhia brachydactyla*) im Hinblick auf das Artbildungsproblem. *Z. Tierpsych.* 22: 542–566. ● Ders. (1970): Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* 8: 309–320. ● Ders. (1973a): On the origin of divergence of learned signals (songs) in isolated populations. *Ibis* 115: 511–516. ● Ders. (1973b): Uniformierung des Gesangs der Tannenmeise (*Parus ater*) durch Lernen. *J. Orn.* 114: 443–454. ● Ders. (1977): Die Programmierung von Vogelgesängen. *Vogelwarte* 29: 153–159. ● Ders. (1983): Entstanden Dialekte des Zilpzalps *Phylloscopus collybita* durch Lernentzug? *J. Orn.* 124: 333–368. ● Ders. (1984): Lebenslange Stabilität des Gesangs handaufgezogener Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla*). *J. Orn.* 125: 447–454. ● Thielcke, H., & G. Thielcke (1960): Akustisches Lernen verschieden alter schallisolierter Amseln (*Turdus merula* L.) und die Entwicklung erlernter Motive ohne und mit künstlichem Einfluß von Testosteron. *Z. Tierpsych.* 17: 211–244. ● Thielcke, G., & K. Wüstenberg (1985): Experiments on the origin of dialect songs of Short-toed Tree Creeper (*Certhia brachydactyla*). Im Druck. ● Thompson, W. L. (1972): Singing behavior of the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. *Z. Tierpsych.* 31: 39–59. ● 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.

Anschrift des Verfassers: Am Obstberg, D-7760 Radolfzell-Möggingen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [32_1984](#)

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

Artikel/Article: [Gesangslernen beim Gartenbaumläufer \(Certhia brachydactyla\) 282-297](#)