© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at
Die Vogelwarte 34, 1988: 319–336

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte

Buchfinken *(Fringilla coelebs)* eliminieren erlernte Gesänge von Baumpiepern *(Anthus trivialis)*

Von Gerhard Thielcke

1. Fragestellung

Oscines haben in der Weitergabe von artspezifischen akustischen Signalen an arteigene Junge einen neuen Evolutionsweg eingeschlagen. Sie verschlüsseln die Informationen dafür nicht ausschließlich im Genom, sondern modifizieren das ererbte Grundmuster durch Lernen. Die Jungen kopieren diesen Gesang und tradieren ihn auf diese Weise (Zusammenfassung: KROODSMA 1982). Schließlich überleben die Gesänge ihre Träger wie das Genom die seinen überlebt (vgl. WICKLER 1986).

Die Art- oder Populationseigenheiten sind bei den Oscines ebenso ausgeprägt wie bei den Nonpasseres. Die Modifizierung des Signals Gesang durch Lernen funktioniert also. Über die Weitergabe des Gesangs während der Ontogenese wissen wir einiges (KROODSMA 1982). Dagegen ist wenig bekannt, wie stabil oder veränderlich der Gesang über mehrere oder viele Vogelgenerationen ist (Diskussion bei BAKER & JENKINS 1987, THIELCKE 1987). Nur von einer Art liegen Befunde über das Tradieren von artfremden Signalen über mehrere Vogelgenerationen vor (THIELCKE 1986).

Es lag deshalb nahe, mögliche Folgen eines Freilandversuchs auszuwerten, der rund 280 Jahre zurückliegt. Er wurde ausgeführt von dem Freiherrn JOHANN FERDINAND ADAM VON PERNAU (1768). PERNAU hielt junge Buchfinken zusammen mit adulten Baumpiepern. Die Buchfinken erlernten deren Gesang. Danach ließ er sie in der Umgebung seines Gutes Rosenau bei Coburg frei. Diese Buchfinken „füllen sozusagen mit ihrem Gesang die ganze Gegend an". Mit „ihrem Gesang" ist der erlernte Baumpieper-Gesang gemeint. Mit dem Wiederfang gekennzeichneter Versuchsvögel wies PERNAU deren Ansiedlung nach. Er schreibt, daß sie am Auflassungsort gebrütet haben. An der Richtigkeit dieser Aussagen besteht kein Zweifel, denn alle seine überprüfbaren Angaben zum akustischen Verhalten des Buchfinken wurden bestätigt (THIELCKE 1988). Auch das Tradieren von Artfremdem hat PERNAU experimentell nachgewiesen, indem er Buchfinken mit Baumpieper-Gesang als Vorsänger für junge Buchfinken erfolgreich einsetzte.

In dieser Arbeit gehe ich der Frage nach, ob in PERNAUS Versuchsgebiet Buchfinken noch heute wie Baumpieper singen oder wenigstens Teile des artfremden Gesangs tradiert haben.

2. Material, Methoden und Definitionen

2.1. Etwa 1704 bis 1720

PERNAU fing seine Versuchsvögel im August als Junge, bevor sie völlig vermausert waren, oder zog sie von Hand auf. Er hielt seine Vögel in Vogelstuben und in Käfigen. Teilweise dressierte er sie, ein- und auszufliegen. Als Vorsänger wählte er Baumpieper mit langen Strophen. Dazu hängte er einen Käfig mit einem Baumpieper zu drei oder vier jungen Buchfinken. So verfuhr er „etliche" Jahre mit immer neuen Buchfinken. Teilweise verwandte er Buchfinken als Vorsänger, die Baumpieper-Strophen erlernt hatten. Außerdem berichtet PERNAU von sechs oder sieben Baumpieper-Lehrern, die er mit 20 Buchfinken-Schülern zusammen gehalten hat. Danach hat PERNAU insgesamt mindestens 35 Buchfinken Baumpieper-Gesang beigebracht. Vermutlich waren es viel mehr. Schließlich hatte er so viele davon, daß er sie an Liebhaber teuer verkauft hat. Die jungen Buchfinken waren mit ihren Vorsängern von Februar bis Ende April zusammen.

PERNAU kennzeichnete seine Versuchsvögel durch Amputation einer Zehe und ließ sie danach in Wäldern und Gärten in der Umgebung seines Landgutes Rosenau bei Coburg frei. Einen Tag vor dem Freilassen schoß er in dieser Gegend so viele Buchfinken-♂ wie möglich ab, damit seine Versuchsvögel eigene Reviere gründen konnten, und verwitwete ♀ als Partnerinnen zur Verfügung standen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

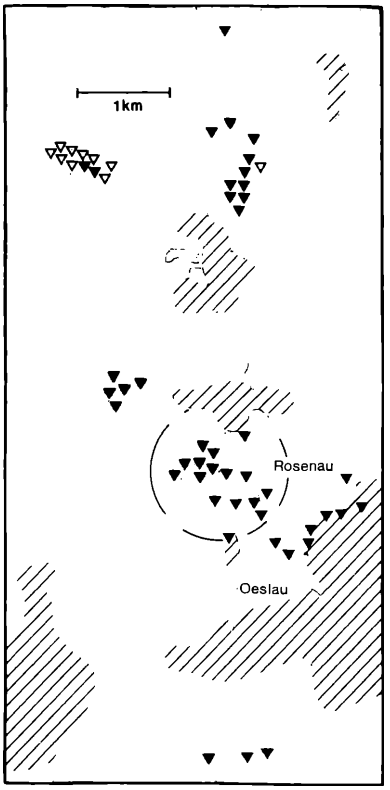

Abb. 1:
Aufnahmeorte von Buchfinken-♂ (▼) und Baumpieper-♂ (▽) im Park Rosenau und seiner Umgebung im Jahre 1987. Grau = Wald, Park bzw. Baumstreifen an Bächen und Hängen. Schraffur = überbautes Gelände.

Fig. 1:
Recording sites of Chaffinch-♂ (▼) and Tree Pipit-♂ (▽) in Rosenau Park and surrounding area in 1987.
Grey = woodland, parks or coppices near streams and slopes. Hatched = built-up area.

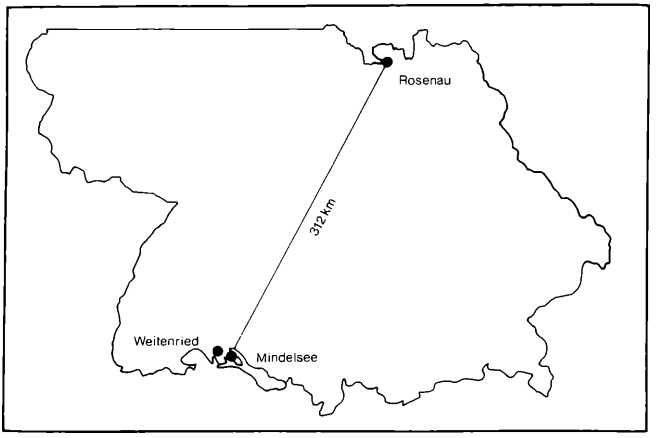

Abb. 2:
Karte von Süddeutschland. Nordöstlich davon liegt die DDR. In Rosenau und am Mindelsee wurden Buchfinken und Baumpieper aufgenommen, im Weitenried Baumpieper.

Fig. 2:
Map of Southern Germany. The GDR lies to the North East. Chaffinches and Tree Pipits were recorded at Rosenau and Mindelsee, Tree Pipits also at Weitenried.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Danach füllten PERNAUS Buchfinken die ganze Gegend mit ihrem erlernten Gesang an. Sie brüteten „. so lange sie leben an solchen Ort Er fing einen Teil seiner Versuchsvögel, die er an dem amputierten Zeh erkannte, im Sommer vor dem Zwischenzug oder im Winter wieder.

In welchen Jahren PERNAU seine Versuche durchgeführt hat, ließ sich nur ungefähr ermitteln. Das Hofgut Rosenau, wo er seine Vögel gehalten hat, wurde 1704 von ihm gekauft (AUMANN 1982). Die letzte Ausgabe seines Buches zu seinen Lebzeiten erschien 1720 (SCHLENKER 1982, mdl.). PERNAU muß seine Versuche also zwischen 1704 und 1720 gemacht haben.

2.2. 1987

Aufnahmeorte: 1987 nahmen Klaus Wüstenberg und ich im Park Rosenau und seiner Umgebung (Landkreis Coburg, Bayern) Strophen von 45 Buchfinken und von zehn Baumpiepern auf (Abb. 1). Zum Vergleich dienten Buchfinken- und Baumpieper-Aufnahmen von jeweils zehn ♂ aus dem Naturschutzgebiet Mindelsee sowie Baumpieper-Aufnahmen aus dem Naturschutzgebiet Weitenried (Tab. 1). Beide Naturschutzgebiete liegen im Landkreis Konstanz, Baden-Württemberg. Sie sind 13 km voneinander entfernt, zwischen Mindelsee und Rosenau liegt eine Distanz von 312 km (Abb. 2).

Tab. 1: Zahl der aufgenommenen ♂, der Strophentypen (derselbe Strophentyp von z. B. vier ♂ wird hier viermal gezählt), der Silbentypen pro ♂ (Achse von links oben nach rechts unten) und der zwischen Populationen ähnlichen Silbentypen (fett). Mi = Mindelsee, Wei = Weitenried, Ro = Rosenau.

Table 1: Number of the recorded males (first row), song types (for example identical song types of 4 different ♂ are counted as 4), syllable types per ♂ (diagonal axis) and syllable types shared by different populations (bold). Mi = Mindelsee, Wei = Weitenried, Ro = Rosenau.

		Baumpieper			Buchfink	
	♂	10	10	10	45	10
Strophentypen		43	41	33	83	22
		Mi	Wei	Ro	Ro	Mi
	Mi	2,0	**16**	**11**	**2**	**3**
Baumpieper	Wei		2,2	**9**	**2**	**1**
	Ro			2,3	**2**	**3**
Buchfink	Ro				1,7	**25**
	Mi					5,3

Landschaftsvergleich: Wenn Buchfinken heute wesentlich weniger für sie geeignete Siedlungsfläche zur Verfügung hätten als zu PERNAUS Zeiten, wären die Chancen für die Tradition von Gesangsmustern von damals bis heute vermutlich gering. Deshalb habe ich eine Feder- und Pinselzeichnung aus der Zeit um 1700 mit einer Panoramakarte des Rödentals aus dem Jahre 1974 verglichen. Das Bild von 1700 ist auf dem Vorsatz des Buches abgedruckt, das 1982 als Nachdruck von PERNAUS (1702) Werk erschienen ist. Das Bild stammt von einem unbekannten Künstler. Die Originalausgabe enthält dieses Bild nicht.

Tonbandaufnahmen haben wir mit Nagra III-Tonbandgeräten der Fa. Kudelski, MB 215-Mikrophonen der Fa. Peerles und Parabolreflektoren von 60 cm Durchmesser gemacht. Die Sonagramme wurden mit dem Sonagraphen 6061B von Kay-Elemetrics mit einer Filterbreite von 300 Hz angefertigt. Die abgebildeten Sonagramme sind Kopien von Originalen.

Quantitative Vergleiche: Für die quantitativen Vergleiche waren die intraindividuell verschiedenen Strophentypen die Grundlage. Die quantitativen Parameter wurden sowohl zwischen Rosenauer Baumpiepern und Rosenauer Buchfinken verglichen als auch zwischen allen drei Baumpieper-Populationen und Rosenauer Buchfinken. Dieses Vorgehen bot sich an, weil die Baumpieper während der Aufnahmetage in Rosenau relativ wenig und relativ kurze Strophen sangen. Deshalb ergeben die zusammengefaßten Daten der drei Baumpieper-Populationen wahrscheinlich die realistischeren Werte für Baumpieper-Gesang. Zusätzlich wurden die Rosenauer Buchfinken mit Buchfinken vom Mindelsee und z. T. aus der DDR verglichen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Ermittlung von qualitativen Ähnlichkeiten: Nach der Einteilung in Strophentypen wurden bei der Zuordnung zu Silbentypen zwei Verfahren angewandt: (1) Jeder Strophentyp wurde mit jedem anderen verglichen. Dadurch war es möglich, neben dem Homologiekriterium „spezielle Qualität" zusätzlich die Kriterien „Lage" und „Verbindung durch Zwischenformen" anzuwenden (vgl. 3.2.2). (2) Es wurden von allen Strophentypen Kopien angefertigt. Dann wurden die Strophen in Phrasen zerschnitten und ähnliche Silben nebeneinander auf Bögen geklebt. Danach wurden die Ergebnisse beider Verfahren miteinander verglichen. Die drei beschriebenen Schritte wurden sowohl beim interindividuellen Vergleich innerhalb von Populationen als auch beim Vergleich zwischen Populationen angewandt.

Statistik: Die Medianwerte wurden mit dem U-Test überprüft, die Verteilung auf Größenklassen mit dem k·2-Felder X^2-Test nach BRANDT & SNEDECOR (SACHS 1984).

2.3. Definitionen und Dank

Es wurden fast alle Definitionen von SLATER & INCE (1979) übernommen, um eine umfassende Vergleichbarkeit zu ermöglichen.

Element (note): Im Sonagramm in der Zeit (von links nach rechts) durchgehende Schwärzung. Elemente sind die kleinsten Teile einer Strophe.

Silbe (syllable): Ein oder mehrere verschiedene Elemente, die vom selben Vogel regelmäßig zusammen gesungen werden (Abb. 3).

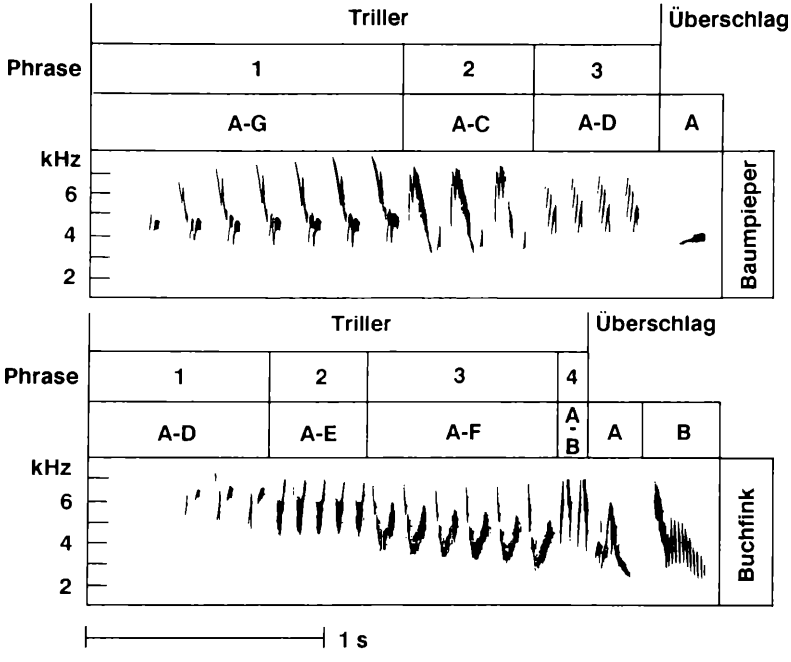

Abb. 3: Je eine Strophe von Baumpieper und Buchfink. Die Strophen werden in Triller und Überschlag eingeteilt. Der Triller besteht aus einer oder mehreren Phrasen, der Überschlag aus einem oder mehreren Elementen. Die Phrasen setzen sich aus einem oder mehreren sehr ähnlichen Silben zusammen, die zum selben Silbentyp gehören.

Fig. 3: One song each of Tree Pipit and Chaffinch respectively. Each song is divided into trill and terminal flourish. The trill consists of one or several phrases, the terminal flourish of one or several elements. The phrases are made up of one or several very similar syllables (which belong to the same syllable type).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

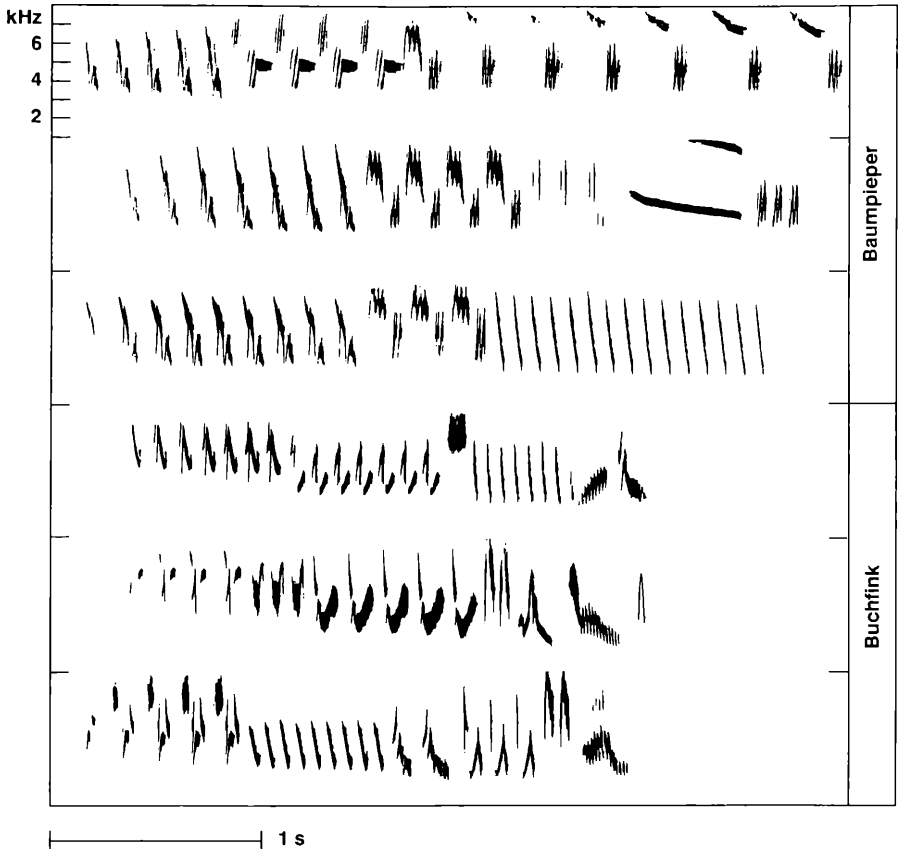

Abb. 4: Je eine Strophe von drei Baumpieper-♂ und drei Buchfinken-♂ aus Rosenau. Die Strophen beider Arten sind prinzipiell gleich aufgebaut. Viele Baumpieper-Strophen sind wesentlich länger als die abgebildeten.

Fig. 4: Songs of 3 Tree Pipit-♂ and 3 Chaffinch-♂ respectively, from Rosenau. The songs of the two species are generally similar in structure. Many Tree Pipit songs are considerably longer than the ones shown.

Einzelsilbe (transitional syllable): Nicht wiederholte Silbe zwischen zwei Phrasen.

Silbentyp (syllable type): Einander sehr ähnliche Silben derselben Phrase, z. B. A–G oder A–C beim Baumpieper in Abb. 3 oder einander sehr ähnliche Silben in verschiedenen Strophen (Abb. 14).

Phrase (phrase, section): Folge gleicher Silben. Manche Phrasen bestehen nur aus einer Silbe (siehe Einzelsilbe).

Triller (trill): Erster Teil einer Strophe, die aus Phrasen zusammengesetzt ist (Abb. 3). Im Gegensatz zu SLATER & INSE (1979) schließe ich Einzelsilben in den Triller ein. Einzelsilben sind damit Phrasen, die nur aus einer Silbe bestehen.

Überschlag (end phrase, terminal flourish): Ein oder mehrere Elemente am Ende der Strophe, die in derselben Strophe nicht wiederholt werden (Abb. 3).

Strophe (song): Triller und Überschlag bilden zusammen eine Strophe (Abb. 3). Der Überschlag kann fehlen. Zwei Strophen sind durch längere Pausen getrennt als Silben oder Elemente innerhalb einer Strophe.

Strophentyp (song type): Strophen, die in allen Silben- und Elementtypen ähnlich sind, werden zum selben Strophentyp gezählt. Die Zahl der Silben pro Phrase kann dagegen verschieden sein.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Dank: Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die finanzielle Förderung der Arbeit, Herrn Hans-Günther Bauer für die englischen Texte.

3. Ergebnisse

3.1. Landschaftsvergleich

Buchfinken brüten in Baumgruppen, Gärten, Feldgehölzen, Parkanlagen, Alleen, Laub- und Nadelwäldern (NIETHAMMER 1937). Von diesen Biotopansprüchen her gesehen hat sich die Landschaft um Rosenau zwischen 1700 und heute wenig verändert. Die Verteilung von Wald und landwirtschaftlich genutzten Flächen war zu PERNAUS Zeiten und heute fast gleich. Bachbegleitende Gehölze und Gärten sind auch heute noch vorhanden. Das überbaute Gelände ist heute jedoch viel ausgedehnter als um 1700. Neu sind der Park um Schloß Rosenau und die Allee von hier in Richtung Oeslau. Insgesamt dürfte es heute um Rosenau mindestens so viel für Buchfinken besiedelbare Fläche geben wie um 1700.

3.2. Vergleich der Gesänge von Buchfink und Baumpieper

Wie Baumpieper singen die Rosenauer Buchfinken heute nicht mehr. Diese Aussage war schon allein aufgrund unseres akustischen Eindrucks möglich. Danach stellte sich die Frage: Haben die Rosenauer Buchfinken quantitative oder qualitative Details vom Baumpieper-Gesang vom Anfang des 18. Jahrhunderts bis heute tradiert? Dazu wurde zunächst geklärt, welche Parameter interspezifisch gleich (3.2.1.) und welche verschieden sind (3.2.2.).

Nicht einbezogen wurde bei diesem Vergleich z.B. die Zahl der Strophentypen pro ♂, weil wir dafür die einzelnen ♂ nicht genügend lange aufgenommen haben. Mit Sicherheit unterscheiden sich beide Arten hierin, denn Buchfinken verfügen über einen oder mehrere Strophentypen (PERNAU 1768, MARLER 1956, SLATER, INCE & COLGAN 1980, FREUDE 1984), während Baumpieper immer mehrere haben (WOTHE 1979, 1980)

3.2.1. Interspezifisch gleiche Parameter

1. Einteilung in Strophen: Beide Arten unterteilen ihren Gesang in Strophen (z.B. PERNAU 1768, WOTHE 1979; Abb. 3,4).

2. Einteilung in Phrasen: Beide Arten unterteilen ihren Gesang in Phrasen (Buchfink: SLATER & INCE 1979; Baumpieper: BJERKE 1971, WOTHE 1979, 1980; beide Arten: Abb. 3).

3.2.2. Interspezifisch verschiedene Parameter

Die Parameter in den vier folgenden Abschnitten lassen sich exakt ermitteln im Gegensatz zu denen der Abschnitte 5 und 6. Letztere beruhen auf der subjektiven Einschätzung des Autors. Besonders schwierig ist dabei der interspezifische Vergleich. Für ihn läßt sich nur eins von drei Kriterien anwenden, mit denen homologe Strukturen in Morphologie und Verhalten ermittelt werden (REMANE 1952, WICKLER 1961, THIELCKE 1964). Dies ist das Kriterium der speziellen Qualität, in unserem Falle der Tonhöhenverlauf der Elemente und Silben.

Intraspezifisch ist zusätzlich das Kriterium der „Lage" einsetzbar, also an welcher Stelle der Strophe eine Silbe auftritt, und das Kriterium „Verbindung durch Zwischenformen" Dadurch lassen sich auch weniger ähnliche Silben homologisieren.

Weitere Schwierigkeiten für Interpretationen liegen im Auftreten von Konvergenzen, wenn also ähnliche Silben voneinander unabhängig entwickelt wurden. Deshalb muß man beim Homologisieren vorsichtig sein.

1. Strophenlänge: Baumpieper singen häufig wesentlich längere Strophen als Rosenauer Buchfinken (Abb. 5). Dadurch haben die Mediane bei den Baumpiepern höhere Werte als bei den

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

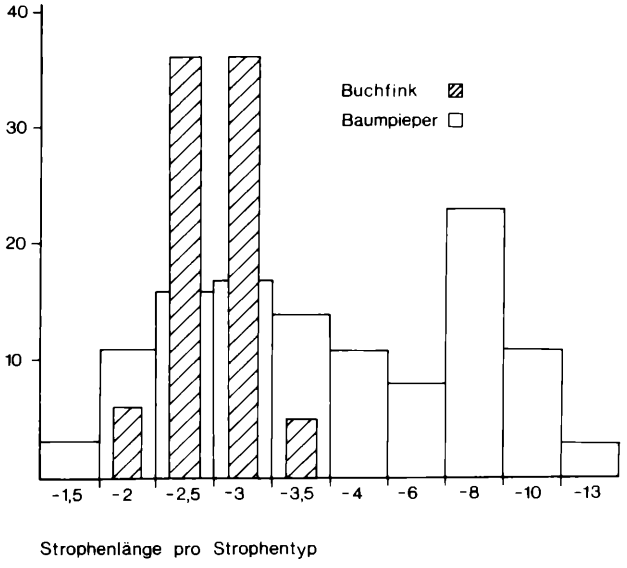

Abb. 5:
Strophenlänge pro Strophentyp von Baumpieper (Rosenau, Mindelsee und Weitenried zusammen; n = 117) und Buchfinken (Rosenau; n = 83).

Fig. 5:
Song length of each song type of Tree Pipit (Rosenau, Mindelsee and Weitenried combined; n = 117) and Chaffinch (Rosenau; n = 83).

Rosenauer Buchfinken (Tab. 2). Strophenlängen von 3,6 bis 13 s gibt es bei Buchfinken im Gegensatz zu Baumpiepern überhaupt nicht (Abb. 5). Entsprechend sind die Mediane sowie die Verteilung auf Klassengrößen hochsignifikant verschieden (Tab. 2), sowohl beim Vergleich Rosenauer Buchfinken mit Rosenauer Baumpiepern als auch mit allen drei Baumpieper-Populationen.

Dagegen unterscheiden sich Rosenauer Buchfinken von Artgenossen in der DDR im Median der Strophenlänge nicht und von denen am Mindelsee nur minimal (Tab. 2; Abb. 6, 7) und statistisch nicht signifikant.

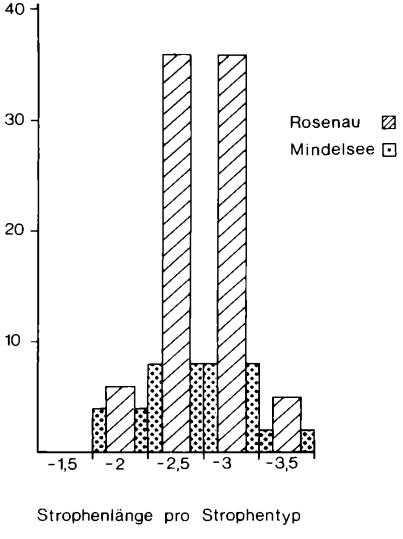

Abb. 6:
Strophenlänge pro Strophentyp von Buchfinken aus Rosenau (n = 83) und vom Mindelsee (n = 22).

Fig. 6:
Song length of each song type of Chaffinches from Rosenau (n = 83) and Mindelsee (n = 22).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Tab. 2: Medianwerte ($\bar{x}$) und Standardfehler des Medians (σ) für Strophenlänge und weitere Parameter des Gesanges von Baumpieper und Buchfink. Mi = Mindelsee, Wei = Weitenried, Ro = Rosenau, DDR = Freude 1984. Bei einem von zwei interspezifischen Vergleichen wurden alle drei Baumpieper-Populationen zusammengefaßt. P-Werte zu den Medianen nach dem U-Test, p-Werte zur Verteilung auf Klassengrößen nach dem k·2 Felder X^2-Test. **A** = Baumpieper, **B** = Buchfink.

		Strophenlänge (s) song length (s)				Zahl der Silben bzw. Elemente number of syllables or elements			
		$\bar{x}$	$\pm\sigma$	$\bar{x}$ p<	Verteilung p<	$\bar{x}$	$\pm\sigma$	$\bar{x}$ p<	Verteilung p<
A	Mi	3,5	0,26			20	3,46		
	Wei	5,9	1,13	0,001	0,001	31	6,06	n. s.	0,001
	Ro	3,0	0,23	0,001	0,001	17	1,15	0,05	0,001
B	Ro	2,5	0,03	n.s.	n.s.	20	0,58	n.s.	n.s
	Mi	2,45	0,17	n.s.	n.s.	21	1,15		
	DDR	2,5	0,03						

2. Zahl der Silben bzw. Elemente pro Silbentyp: Für die Ermittlung der Zahl der kleinsten Einheiten pro Strophentyp wurden die Silben bis zum Überschlag (Triller) und die Elemente des Überschlags zusammengezählt. Dies entspricht dem Vorgehen von SLATER & INCE 1979, deren Definitionen ich in dieser Arbeit weitgehend übernommen habe (vgl. 2.3.).

Die Mediane sind bei Baumpiepern (Mindelsee) und Buchfinken (Rosenau) gleich, bei anderen Populationen verschieden (Tab. 2). Die Mediane Rosenauer Baumpieper und Rosenauer Buchfinken sind schwach signifikant verschieden, während sich alle drei Baumpieper-Populationen nicht signifikant unterscheiden (Tab. 2). Die Klassengrößen sind bei Baumpiepern linkssteil und bei Buchfinken normal verteilt (Abb. 8). Den Buchfinken fehlen Silbenzahlen von 31–126 vollständig im Gegensatz zu Baumpiepern. Entsprechend unterscheiden sich Rosenauer Buchfinken und Baumpieper in der Verteilung auf Klassengrößen hochsignifikant (p<0,001).

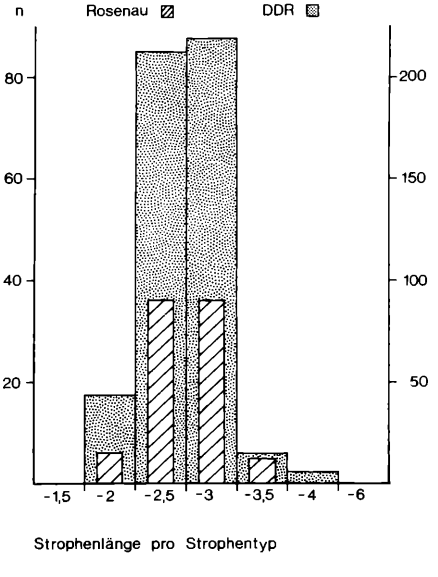

Abb. 7:
Strophenlänge pro Strophentyp Rosenauer Buchfinken (n = 83) und von Strophenvarianten der Buchfinken aus der DDR (n = 496; FREUDE 1984).

Fig. 7:
Song length of each song type of Chaffinches from Rosenau and song variants from the GDR (n = 496; FREUDE 1984).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

Table 2: Median ($\tilde{x}$) and standard error of the median (σ) for song length and other parameters of Tree Pipit and Chaffinch songs. Mi = Mindelsee, Wei = Weitenried, Ro = Rosenau, DDR = Freude 1984. In one of two interspezific comparisons the three Tree Pipit populations are combined. P-values for U-tests of medians, p-values for the distribution of size classes using k·2 matrix X^2-test. A = Tree Pipit, B = Caffinch.

Zahl der Silbentypen im Triller number of syllable types in the trill				Zahl der Elementtypen im Überschlag number of syllable types in the flourish				
$\tilde{x}$	$\pm\sigma$	$\tilde{x}$ p<	Verteilung p<	$\tilde{x}$	$\pm\sigma$	$\tilde{x}$ p<	Verteilung p<	
3	0,58			0	0,29			Mi
5	0,58	0,05	0,001	0	0	0,001	0,001	Wei
3	0,29	0,01	0,001	0	0	0,001	0,001	Ro
5	0,29	n.s.	n.s.	2	0,29	n.s.	n.s	Ro
5	0,58			2	0,29			Mi
								DDR

A

B

Rosenauer und Mindelsee-Buchfinken liegen in ihren Medianen geringfügig auseinander (n. s.). Ihre Verteilung auf Klassengrößen ist ebenfalls nicht gesichert verschieden (Tab. 2, Abb. 9).

3. Zahl der Silbentypen im Triller: Die Mediane Rosenauer Buchfinken und aller Baumpieper sind schwach gesichert verschieden (Tab. 2; p<0,05), die zwischen Rosenauer Buchfinken und Rosenauer Baumpiepern signifikant verschieden (p<0,01).

Hoch gesichert verschieden ist die Verteilung auf Klassengrößen (p<0,001). Während Rosenauer Buchfinken am häufigsten vier oder fünf Silbentypen haben, bevorzugen Baumpieper zwei oder drei (Abb. 10). Einen sowie 9–13 Silbentypen haben nur die Baumpieper. Insgesamt ist die Verteilung bei den Baumpiepern linkssteil und bei den Buchfinken normal.

Die Mediane der Buchfinken von Rosenau und Mindelsee sind gleich (Tab. 2), die Verteilung auf Klassen ist nicht signifikant verschieden (Abb. 11).

4. Zahl der Elementtypen im Überschlag: Baumpieper singen viele ihrer Strophentypen ohne Überschlag (Rosenau 79%, Mindelsee 60%, Weitenried 70%). Dadurch ergeben sich Medianwerte für die Größenklasse 0. Nur einem Strophentyp der Buchfinken fehlt ein Überschlag (Abb. 12). Entsprechend hoch signifikant sind die Unterschiede zwischen den beiden Arten sowohl der Mediane als auch in der Verteilung auf Klassengrößen (p<0,001).

Buchfinken von Rosenau und vom Mindelsee haben dieselben Mediane und nicht signifikante Unterschiede in der Verteilung auf Klassengrößen (Abb. 13).

5. Zahl der Silbentypen pro Population: Bei Baumpiepern ermittelte ich 20, 22 bzw. 23 Silbentypen pro Population und bei Buchfinken 77 bzw. 53 (Tab. 1). Daraus ergeben sich bei den Baumpiepern pro Population 2,0, 2,2 bzw. 2,3 Silbentypen pro ♂ und bei den Buchfinken 1,7 bzw. 5,3 (Tab. 1). Folgerungen leite ich davon nicht ab, weil die sicher spekulativ wären (vgl. 3.2.2.).

6. Zahl der inter- und intraspezifisch ähnlichen Silbentypen: Insgesamt wurden sieben interspezifisch ähnliche Silbentypen ermittelt, von denen die Silben der Silbentypen 1 und 6 untereinander am ähnlichsten sind (Abb. 14). Von diesen beiden Silbentypen tritt Typ 1 bei zwei Mindelsee-Buchfinken auf und Typ 6 bei drei Rosenauer Buchfinken. Bei den Baumpiepern sind insgesamt sechs Silbentypen den Rosenauer Buchfinken ähnlich und sieben denen vom Mindelsee. Silbentypen sind dagegen häufiger ähnlich beim intraspezifischen Vergleich zwischen Populationen: 9, 11 bzw. 16 zwischen Baumpiepern und 25 zwischen Buchfinken (Tab. 1, Abb. 14, 15).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

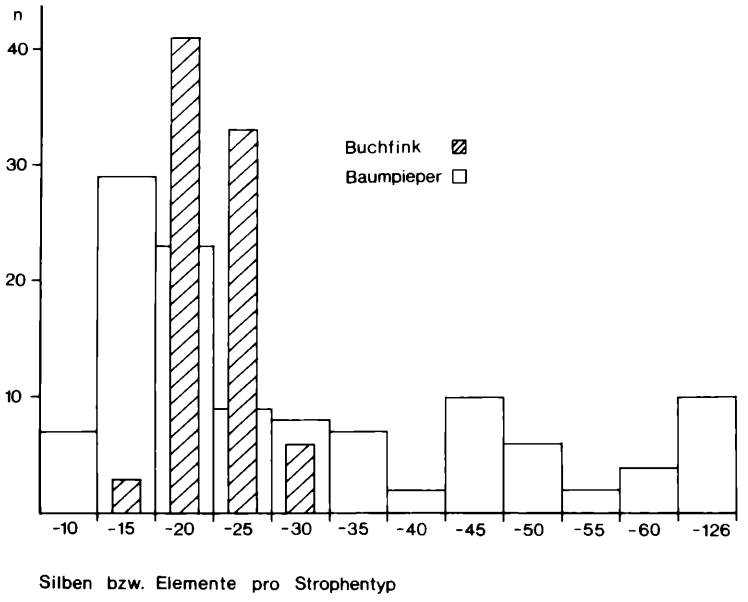

Abb. 8: Zahl der Silben im Triller zusammen mit der Zahl der Elemente im Überschlag. Baumpieper (n = 117): Rosenau, Mindelsee und Weitenried zusammen. Buchfink (n = 83): Rosenau.

Fig. 8: Number of syllables in the trill and number of elements in the terminal flourish combined. Tree Pipit (n = 117): Rosenau, Mindelsee and Weitenried combined. Chaffinch (n = 83): Rosenau.

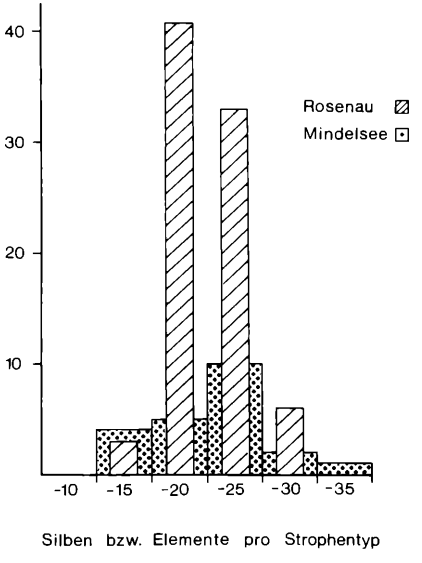

Abb. 9:
Zahl der Silben im Triller zusammen mit der Zahl der Elemente im Überschlag. Buchfink Rosenau: n = 83, Buchfink Mindelsee: n = 22.

Fig. 9:
Number of syllables in the trill and number of elements in the flourish combined. Chaffinch: Rosenau (n = 83); Mindelsee (n = 22).

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

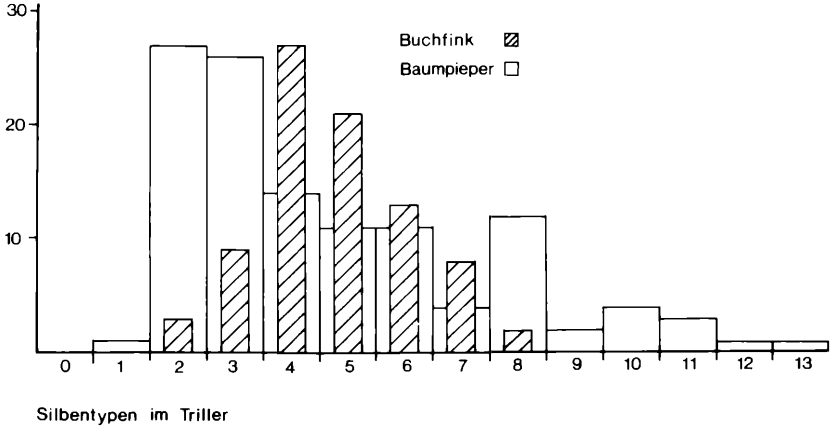

Abb. 10: Zahl der Silbentypen im Triller. Baumpieper (n = 117): Rosenau, Mindelsee und Weitenried zusammen. Buchfink (n = 83): Rosenau.

Fig. 10: Number of syllable types in the trill. Tree Pipit (n = 117): Rosenau, Mindelsee and Weitenried combined. Chaffinch (n = 83): Rosenau.

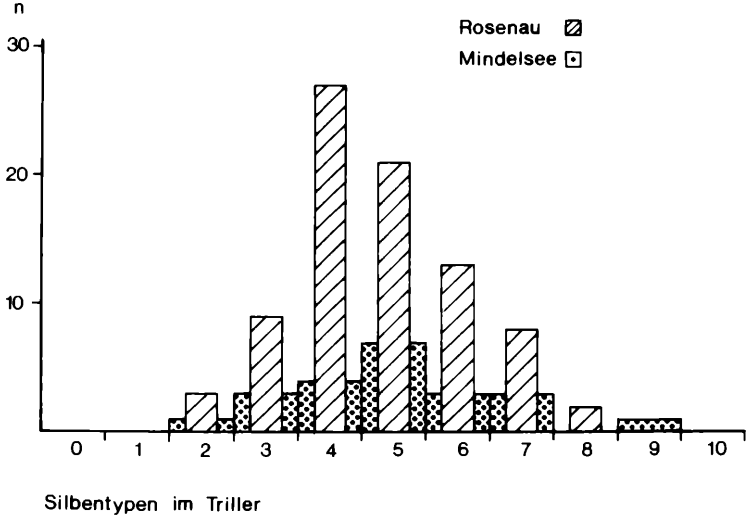

Abb. 11: Zahl der Silbentypen im Triller. Buchfink Rosenau: n = 83, Buchfink Mindelsee: n = 22.

Fig. 11: Number of syllable types in the trill. Chaffinch: Rosenau (n = 83): Mindelsee (n = 22).

4. Diskussion

4.1. Interpretation der Ergebnisse

Rosenauer Buchfinken singen wie Artgenossen anderswo und nicht wie Baumpieper. Dies gilt für vier quantitative Parameter und für die Ähnlichkeit der Silben. PERNAUS Freilandversuch Anfang des 18. Jahrhunderts hat demnach keine Spuren bei den heute lebenden Buchfinken hinterlassen. Wenn man 2,4 Jahre als eine Generation zugrunde legt (vgl. INCE, SLATER & WEISMANN 1980, JENKINS & BAKER 1984), liegen zwischen 1712 und 1987 rund 115 Generationen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

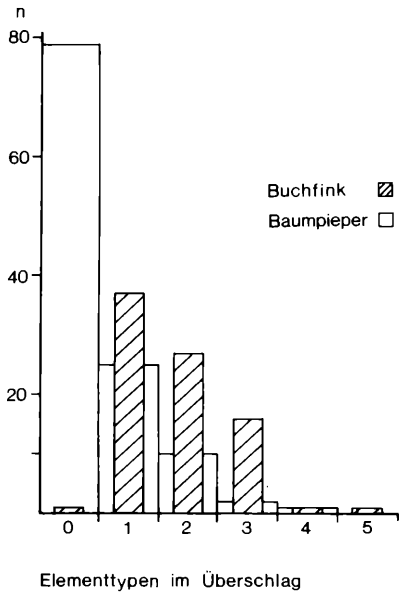

Abb. 12:
Zahl der Elementtypen im Überschlag. Baumpieper (n = 117): Rosenau, Mindelsee und Weitenried zusammen. Buchfink (n = 83): Rosenau.

Fig. 12:
Number of element types in the terminal flourish. Tree Pipit (n = 117): Rosenau, Mindelsee and Weitenried combined. Chaffinch (n = 83): Rosenau.

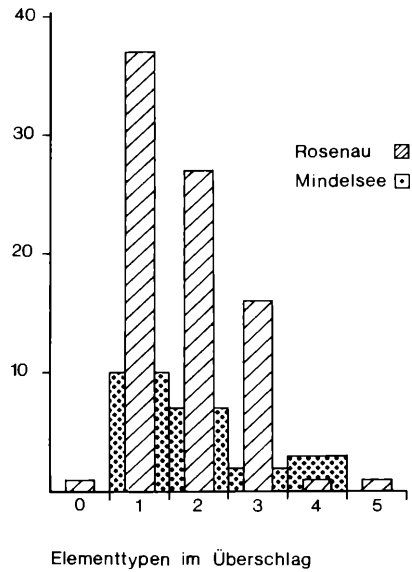

Abb. 13:
Zahl der Elementtypen im Überschlag. Buchfink Rosenau: n = 83, Buchfink Mindelsee: n = 22.

Fig. 13:
Number of element types in the terminal flourish. Chaffinch: Rosenau (n = 83), Mindelsee (n = 22).

4.2. Tradieren von Gesang bei Buchfinken

Will man die Gründe für den Abbruch der Tradition von Artfremdem herausfinden, muß man die normale Weitergabe von Gesang kennen. Hierzu liegen folgende Befunde vor: PERNAU entdeckte an Buchfinken ein für Oscines typisches Verhalten: Handaufgezogene singen anders als Wildvögel (THIELCKE 1977, KROODSMA & BAYLIS 1982). POULSEN (1958), THORPE (1958) und SLATER & INCE (1982) haben PERNAUS Versuchsergebnisse bestätigt. Junge Buchfinken können vom Tonband vorgespielte Strophen erlernen (THORPE 1958, SLATER & INCE 1982). Sie tun dies verschieden genau (Laborversuche: THORPE 1958, SLATER & INCE 1982; Freilandaufnahmen: CONRADS 1979, SLATER & INCE 1979). Buchfinken sind also beim Gesangslernen nicht auf Vater und/oder Mutter angewiesen, wie andere Arten. Sie brauchen dazu auch keinen lebenden Vorsänger (Zusammenfassung: THIELCKE 1977 sowie BAPTISTA & PETRINOVICH 1986, ROST 1987).

PERNAU ermittelte beim Buchfinken zwei sensible Lernphasen für Gesang: Die erste liegt vor der Jugendmauser, die im August endet, und die zweite von Februar bis April im zweiten Kalenderjahr. Die erste Lernphase wurde von KLING & STEVENSON-HINDE (1977) sowie SLATER & INCE (1982) bestätigt, die zweite (bis März) von THORPE (1958) sowie SLATER & INCE (1982).

Nach dem ersten Lebensjahr endet die sensible Lernphase (PERNAU). Eindeutige Ergebnisse fehlen hierzu. Seinen erlernten Gesang behält jedes ♂ relativ stabil bei (PERNAU, POULSEN 1951, THORPE 1958, KONISHI & NOTTEBOHM 1969), wofür allerdings mehr sonagraphische Belege erwünscht

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

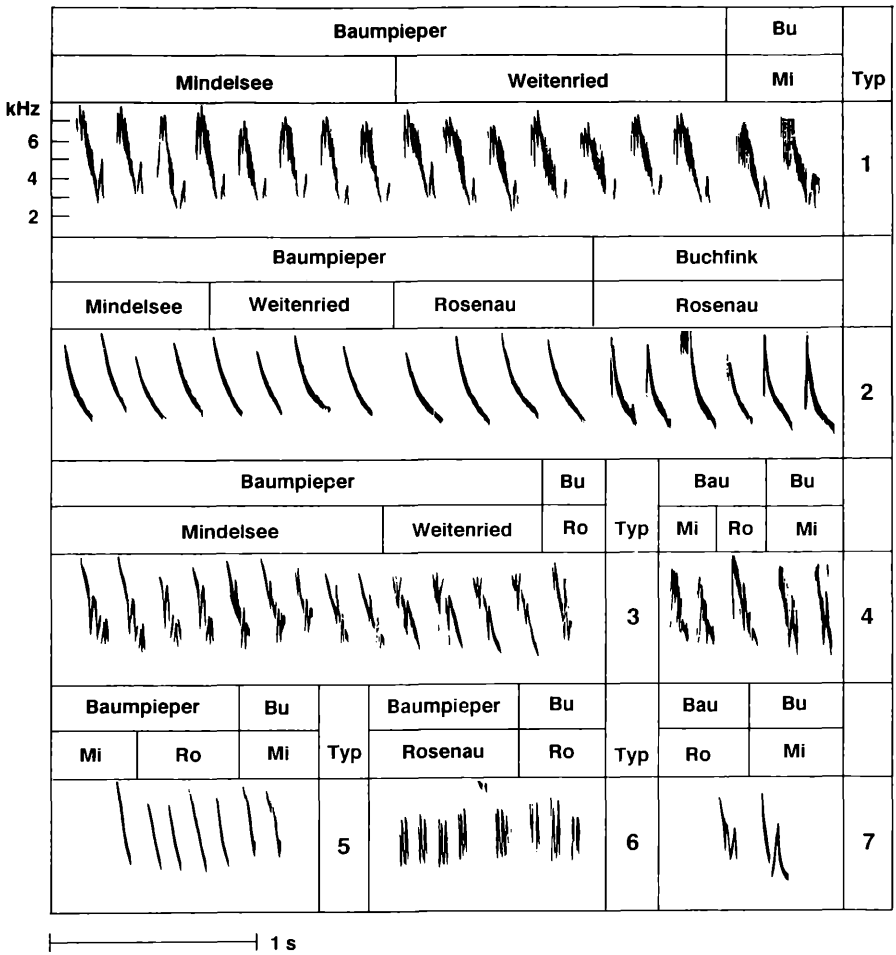

Abb. 14: 7 Silbentypen, die bei Baumpiepern und Buchfinken ähnlich sind. Von jedem ♂ ist nur eine Silbe pro Strophentyp abgebildet. Die Silben der Silbentypen 1 und 6 stimmen interspezifisch am besten überein. Typ = Silbentyp, Bu = Buchfink, Bau = Baumpieper, Mi = Mindelsee, Ro = Rosenau.

Fig. 14: 7 syllable types which are shared by Tree Pipits and Chaffinches. Only one syllable per song type of each ♂ is shown. Syllables of type 1 and type 6 show the highest interspecific similarities. Typ = syllable type, Bu = Chaffinch, Bau = Tree Pipit, Mi = Mindelsee, Ro = Rosenau.

wären. Ausnahmen von dieser Regel haben PERNAU und CONRADS (1977) von Buchfinken beschrieben, die Artfremdes erlernt hatten. THORPE (1958) von einem Kaspar-Hauser-Vogel und FREUDE (1983) von zwei abnorm singenden ♂

4.3. Dialekte bei Buchfinken

PERNAU hat vier Eigenheiten beschrieben, die Dialekte des Buchfinken kennzeichnen: (1) Verschiedene Überschläge in verschiedenen Gebieten, (2) verschiedene Überschläge am selben Ort, (3) scharfe Grenzen zwischen Dialekten, obwohl die Grenzen in Hörweite liegen und (4) Tradierung von Gesang. Die Angaben zu (1) und (2) wurden von SLATER & INCE (1979, 1982), SLATER, CLE-

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

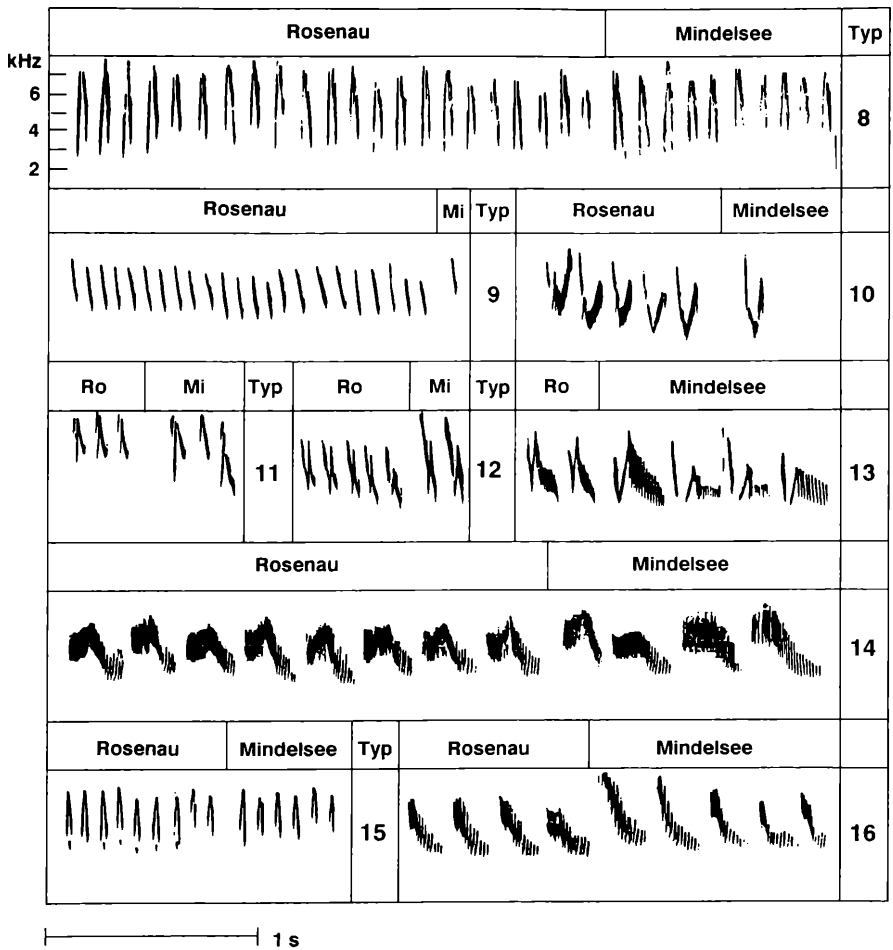

Abb. 15: 9 Silbentypen, die von Buchfinken in Rosenau und am Mindelsee ähnlich gesungen werden. Von jedem ♂ ist nur eine Silbe pro Strophentyp abgebildet. Typ = Silbentyp, Mi = Mindelsee, Ro = Rosenau.

Fig. 15: 9 similar syllable types sung by Chaffinches from Rosenau and Mindelsee. Only one syllable per song type of each ♂ is shown. Typ = syllable type, Mi = Mindelsee, Ro = Rosenau.

ments & Goodfellow (1983) und Freude (1983, 1984) bestätigt. Scharfe Grenzen zwischen Dialekten fanden Slater & Ince (1979) zwischen drei Wäldern auf drei dicht beieinander liegenden Inseln, während Sick (1939) beim Regenruf sowohl Übergangszonen zwischen Dialekten fand als auch eine Biotopgrenze, die sich mit einer Dialektgrenze deckte.

4.4. Grad der Stabilität des Buchfinkengesanges

Von 1862 bis 1877 wurden in Neuseeland ungefähr 400 adulte englische Buchfinken ausgesetzt (Thompson 1922). Inzwischen besiedeln die Nachkommen dieser Vögel ganz Neuseeland (Baker & Jenkins 1987, Slater 1988). Ungefähr um 1900 kolonisierten neuseeländische Buchfinken die rund 800 km östlich gelegenen Chatham-Inseln (Williams 1953). Diese Ereignisse eröffnen gute Möglichkeiten, den Grad der Stabilität des Gesanges zu untersuchen.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

JENKINS & BAKER (1984) fanden zwischen englischen und neuseeländischen Buchfinken folgende Übereinstimmungen: (1) Sie teilen ihren Gesang in Strophentypen ein, (2) innerhalb jeder Phrase werden die Silben von vielen ♂ präzise wiederholt und (3) die Zahl der Silben bzw. Elemente pro Strophe liegt bei 90% der Strophentypen im gleichen Bereich. Verschieden sind dagegen (1) die Zahl der Silbentypen im Triller und (2) die Zahl der Elemente im Überschlag sowie (3) der Frequenzverlauf von Silben. Der auffälligste Unterschied ist die gringere Zahl der Trillerphrasen und die größere Zahl der Überschlagselemente bei den Neuseeländern. Dagegen ist die Gesamtzahl der kleinsten Einheiten (Silben im Triller und Elemente im Überschlag) in beiden Ländern gleich. Innerhalb von rund vierzig Generationen sind demnach wesentliche Merkmale des Gesanges erhalten geblieben. Dies wurde schon früher aufgrund weniger Sonagramme postuliert, weil nach Neuseeland Fänglinge exportiert wurden, deren Gesang ganz oder überwiegend fixiert war. Handaufgezogene hätten am neuen Ort wahrscheinlich einen viel stärker abweichenden Gesang entwickelt (THIELCKE 1974).

Auf den Chathams leben seit etwa 1900 Buchfinken, die von Neuseeland herübergeflogen waren, also seit etwa 35 Generationen dort ansässig sind (BAKER & JENKINS 1987). Die Basisstruktur ihres Gesanges ist von neuseeländischen nicht gesichert verschieden. Chatham-Vögeln fehlt jedoch die relativ große Zahl von Elementen im Überschlag. Sie sind damit den englischen Buchfinken ähnlicher als den neuseeländischen.

Die Zahl der Silbentypen pro Population ist bei den Chatham-Buchfinken gegenüber den neuseeländischen verringert, aber 18 von 20 Silbentypen kommen auch bei neuseeländischen vor.

Nach den Ergebnissen von JENKINS & BAKER (1984) und BAKER & JENKINS (1987) können Buchfinken-Gesänge also über viele Jahrhunderte stabil oder weniger stabil sein. Dem widersprechen Befunde von INCE, SLATER & WEISMANN (1980) nur scheinbar. Sie fanden im selben englischen Wald nach 18 Jahren nur noch drei von 23 Strophentypen unverändert. Dabei muß allerdings die sehr enge Definition von SLATER & INCE (1979) für Strophentyp berücksichtigt werden. CONRADS (1986, 1988) ermittelte sowohl Konstanz eines Buchfinkendialekts über mindestens 19 Jahre als auch Änderungen eines anderes Dialekts nach 21 Jahren.

4.5. Gründe für den Traditionsabbruch

Die hier ausgeführten Gründe sind nach dem, was wir über Buchfinken-Gesang wissen, möglich, aber dennoch spekulativ.

Junge Buchfinken lernen ihr genaues Repertoire nicht unbedingt von ihren späteren Nachbarn (SLATER & INCE 1982). Das hatte für die Tradierbarkeit des Baumpiepergesangs vermutlich negative Folgen. Da PERNAU sicher nicht die großen Waldkomplexe um Rosenau vollständig mit artfremd singenden Buchfinken anfüllen konnte, siedelten sich zwischen ihnen junge Buchfinken aus der unmittelbaren Umgebung an, die artgemäß gesungen haben. Durch sie und durch einzelne umgesiedelte adulte Vögel mit normalem Gesang dünnte sich die Buchfinken-Population mit Baumpieper-Gesang laufend aus. Das hatte zwangsläufig ein immer geringeres Lehrangebot von Baumpieper-Gesang und schließlich sein Aussterben zur Folge.

Wahrscheinlich wurde das Verschwinden der „Baumpieper-Buchfinken" durch einen weiteren Faktor beschleunigt, denn Buchfinken lernen arteigenen Gesang, wenn sie während ihrer sensiblen Lernphasen zwischen artfremden und arteigenen wählen können (PERNAU).

Entsprechend verhalten sich Sumpfammern *(Melospiza georgiana)* im Wahlversuch (MARLER & PETERS 1977). In einer ähnlichen Situation waren junge lernwillige Buchfinken, die in PERNAUS Versuchsgebiet nicht nur Baumpieper-Gesang hörten, sondern auch arteigenen Gesang. In die gleiche Richtung weisen PERNAUS Angaben über ein paar Versuchsvögel, die in ihrem zweiten Lebensjahr wie Baumpieper sangen, freigelassen wurden und – in der Brutzeit wieder gefangen – im dritten Lebensjahr nur Buchfinken-Strophen brachten. PERNAU hielt diese Vögel für früh erbrütet,

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

die schon in ihrem ersten Lebensjahr Buchfinken-Gesang erlernten, und sich im dritten nur an diesen erinnerten. Ähnlich zu diesen Befunden verminderte ein Buchfink in einander folgenden Jahren die artfremden Anteile in seinem Repertoire (CONRADS 1977).

Warum sich nicht wenigstens einzelne Gesangsphrasen des Baumpiepers in der Rosenauer Buchfinken-Population halten konnten, bleibt offen. Grundsätzlich scheint dem nichts entgegenzustehen, denn das vermutlich vom Buntspecht *(Dryobates major)* übernommene *kit* am Schluß vieler Buchfinken-Strophen ist ein fester Bestandteil in vielen Populationen (THIELCKE 1962, FREUDE 1984). FREUDE stellte es bei 17–80% der Strophenvarianten in Mitteleuropa, Osteuropa, Schweden, Rumänien und im Kaukasus fest. Es fehlt in England und auf den Azoren. Die weite Verbreitung spricht für eine lange Tradition.

Schließlich wäre die Etablierung eines Mischsänger-Gebietes in Rosenau denkbar gewesen, wie sie z.B. von Nachtigallen *(Luscinia luscinia)* und Waldbaumläufern *(Certhia familiaris)* beschrieben wurden (HELB, DOWSETT-LEMAIRE, BERGMANN & CONRADS 1985, LILLE & MORITZ 1986, THIELCKE 1986). Dem steht jedoch offensichtlich die dem Buchfinken eigene Art des Tradierens entgegen.

Aufgrund des Landschaftsvergleichs aus der Zeit um 1700 und heute (2.2., 3.1.) ist sicher, daß heute nicht weniger für Buchfinken besiedelbare Fläche vorhanden ist als damals. Das Verschwinden des Baumpieper-Gesangs hängt also sehr wahrscheinlich nicht mit einer Verringerung der Siedlungsfläche zusammen.

5. Zusammenfassung

PERNAU hat ungefähr zwischen 1704 und 1720 einer großen Zahl von jungen Buchfinken Baumpieper-Gesang beigebracht. Anschließend ließ er sie in der Umgebung von Rosenau bei Coburg frei. Vorher schoß er dort normal singende ♂ ab. Die freigelassenen Buchfinken siedelten sich um Rosenau in großer Zahl an und behielten ihren artfremden Gesang überwiegend bei.

1987 nahmen wir in und um Rosenau 83 Strophentypen von 45 Buchfinken-♂ auf Tonband auf und verglichen ihren Gesang mit drei Baumpieper- und einer Buchfinken-Population. Die 1987 aufgenommenen Rosenauer Buchfinken unterscheiden sich von Baumpiepern in Strophenlänge, Zahl der Silben bzw. Elemente pro Strophe, Zahl der Silbentypen im Triller und Zahl der Elementtypen im Überschlag. Die selben Parameter sind zwischen Buchfinken von Rosenau und Mindelsee nicht gesichert verschieden.

Die 1987 aufgenommenen Rosenauer Buchfinken haben mit Baumpiepern nicht mehr übereinstimmende Silbentypen als Mindelsee-Buchfinken mit Baumpiepern. Zwischen beiden Buchfinken-Populationen sind dagegen wesentlich mehr Silbentypen ähnlich.

Folgerungen: PERNAUS Freilandexperiment am Anfang des 18. Jahrhunderts hat bei den heute lebenden Buchfinken weder quantitative noch qualitative Spuren hinterlassen.

Summary

Chaffinches *(Fringilla coelebs)* eliminate learned songs from Tree Pipits *(Anthus trivialis)*

PERNAU released a great number of juvenile chaffinches in and around Rosenau near Coburg between 1704 and 1720, after having taught them Tree Pipit song. Resident ♂ with "normal" song had been removed before the release. The released chaffinches settled around Rosenau in great numbers and the majority kept their nonspecific song.

In 1987 we recorded 83 song types of 45 Chaffinch ♂ in and around Rosenau and compared their structure to the songs of 3 Tree Pipit and one Chaffinch population(s). The Chaffinches recorded in 1987 at Rosenau differ significantly from Tree Pipits in song length, number of syllables, and number of elements per song, number of syllable types in the trill and number of element types in the terminal flourish. The same parameters show no significant difference in a comparison of Chaffinch songs from Rosenau and from Mindelsee respectively.

The Chaffinches recorded at Rosenau in 1987 do not share more syllable types with Tree Pipits than those at Mindelsee. It is shown on the other hand that the two Chaffinch populations share a considerably higher amount of syllable types.

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

It is followed that PERNAU's experiments from the early 18th century have left no traces in recent Chaffinch populations neither quantitatively nor qualitatively.

Literatur

Aumann, G. (1982): Johann Ferdinand Adam von Pernau (1660–1731). In: Pernau, J. F. A. von (1702): Unterricht, was mit dem lieblichen Geschöpff, denen Vögeln, auch ausser den Fang, nur durch die Ergründung deren Eigenschafften, und Zahmmachung, oder anderer Abrichtung, man sich vor Lust und Zeit-Vertreib machen könne. Nachdruck, Natur-Museum Coburg, Sonderband 3. * Baker, A. J., & P. F. Jenkins (1987): Founder effect and cultural evolution of songs in an isolated population of Chaffinches, *Fringilla coelebs*, in the Chatham Islands. Anim. Behav. 35: 1793–1803. * Baptista, L. F., & L. Petrinovich (1986): Song development in the White-crowned Sparrow: social factors and sex differences. Anim. Behav. 34: 1359–1371. * Bjerke, T. (1971): Sangvariasjoner hos Trepiplerke *(Anthus trivialis)*. Sterna 10: 97–116. * Conrads, K. (1977): Entwicklung einer Kombinationsstrophe des Buchfinken *(Fringilla c. coelebs* L.) aus einer Grünlings-Imitation und arteigenen Elementen im Freiland. Ber. Naturw. Ver. Bielefeld 23: 21–101. * Ders. (1979): Strophentypen des Buchfinken *(Fringilla c. coelebs* L.) auf einer Probefläche der Senne (Ostmünsterland). Ber. Naturw. Ver. Bielefeld 24: 93–114. * Ders. (1986): Stabilität und Veränderungen eines Gesangsdialektes des Buchfinken *(Fringilla coelebs)* im Zeitraum von 1964/66 bis 1982/83 in Ostwestfalen. Ber. Naturw. Ver. Bielefeld Umgebung 28: 191–212. * Ders. (1988): Veränderungen eines Gesangsdialektes des Buchfinken *(Fringilla coelebs)* aus dem Oberharz in 21 Jahren. Beitr. Naturk. Niedersachsens 14: 105–114. * Freude, M. (1983): Zur Entstehung und Bedeutung von Gesangsvariabilität bei Singvögeln: Beispiel Buchfink. Falke 30: 263–271. * Ders. (1984): Der Gesang des Buchfinken *(Fringilla coelebs)*. Bestandsaufnahme, Analyse und Aspekte der Evolution. Dissertation Humboldt-Univ. Berlin. * Helb, H.-W., F. Dowsett-Lemaire, H.-H. Bergmann & K. Conrads (1985): Mixed singing in European songbirds – a review. Z. Tierpsych. 69: 27–41. * Ince, S. A., P. J. B. Slater & C. Weismann (1980): Changes with time in the songs of a population on Chaffinches. Condor 82: 285–290. * Jenkins, P. F., & A. J. Baker (1984): Mechanisms of song differentiation in introduced populations of Chaffinches *Fringilla coelebs* in New Zealand. Ibis 126: 510–524. * Kling, J. W , & J. Stevenson-Hinde (1977): Development of song and reinforcing effects of song in female Chaffinches. Anim. Behav. 25: 215–220. * Konishi, M., & F. Nottebohm (1969): Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations. In: Hinde: Bird vocalizations, 29–48, Cambridge University press. * Kroodsma, D. E. (1982): Learning and the ontogeny of sound signals in birds. In: D.E. Kroodsma & E. H. Miller: Acoustic communication in birds 2: 1–23. Academic press, New York & London. * Kroodsma, D. E., & J. R. Baylis (1982): Appendix: A world survey of evidence for vocal learning in birds. In: D. E. Kroodsma & E. H. Miller: Acoustic communication in birds 2: 311–337. Academic press. New York, London u. a. * Lille, R., & V Moritz (1986): Beziehungen zwischen Nachtigall und Sprosser *(Luscinia megarhynchos* Brehm, *L. luscinia* (L.)) bei sympatrischen Vorkommen in Norddeutschland. J. Orn. 127. * Marler, P. (1956): The voice of the Chaffinch and its functions at a language. Ibis 98: 231–261. * Marler, P., & S. Peters (1977): Selective vocal learning in a sparrow. Science 198: 519–521. * Niethammer, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde, Bd. 1. Akad. Verlagsges., Leipzig. * Pernau, F. A. von (1768): Gründliche Anweisung alle Arten Vögel zu fangen, einzustellen, abzurichten, zahm zu machen, ihre Eigenschaften zu erkennen, Pastarden zu ziehen, ihnen fremden Gesang zu lernen, und sie zum aus- und einfliegen zu gewöhnen. G. P. Monath, Nürnberg. * Poulsen, H. (1951): Inheritance and learning in the song of the Chaffinch, *Fringilla coelebs*. Behav. 3: 216–228. * Poulsen, H. (1958): The calls of the Chaffinch *(Fringilla coelebs* L.) in Denmark. Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 52: 89–105. * Remane, A. (1952): Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Akad. Verlagsges. Geest & Portig, Leipzig. * Rost, R. (1987): Entstehung, Fortbestand und funktionelle Bedeutung von Gesangsdialekten bei der Sumpfmeise *Parus palustris* – ein Test von Modellen. Konstanzer Dissertationen 176. Hartung-Gorre, Konstanz. * Sachs, L. (1984): Angewandte Statistik. Springer: Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. * Schlenker, R. (1982): Ferdinand Adam Freiherr von Pernau (1660–1731). – Beiträge zu einer Bibliographie seiner vogelkundlichen Schriften. Jb. Coburger Landesstiftung 27: 225–238. * Sick, H. (1939): Über die Dialektbildung beim „Regenruf" des Buchfinken. J. Orn. 87: 568–592. * Slater, P. J. B. (1988): Transplant experiments with bird song. Tree 3: 92–93. * Slater, P. J. B., F. A. Clements & D. J. Goodfellow (1983): Local and regional variations in Chaffinch song and the question of dialects. Behav. 88: 76–97. * Slater, P. J. B., & S. A. Ince (1979): Cultural evolution in Chaffinch song. Behav. 71: 146–166. * Slater, P. J., & S. A. Ince (1982): Song development in Chaffinches: What is learnt and when? Ibis 124: 21–26. * Slater, P. J., S. A. Ince & P.W. Colgan (1980): Chaffinch song types: Their frequencies in the

© Deutschen Ornithologen-Gesellschaft und Partner; download www.do-g.de; www.zobodat.at

population and distribution between repertoires of different individuals. Behav. 75: 207–218. * Thielcke, G. (1962): Die geographische Variation eines erlernten Elements im Gesang des Buchfinken *(Fringilla coelebs)* und des Waldbaumläufers *(Certhia familiaris)*. Vogelwarte 21: 199–202. * Ders. (1964): Zur Phylogenese einiger Lautäußerungen der europäischen Baumläufer *(Certhia brachydactyla* Brehm und *Certhia familiaris* L.) Z. zool. Syst. Evolutionsf. 2: 383–413. * Ders. (1974): Stabilität erlernter Singvogel-Gesänge trotz vollständiger geographischer Isolation. Vogelwarte 27: 209–215. * Ders. (1977): Die Programmierung von Vogelgesängen. Vogelwarte 29: 153–159. * Ders. (1986): Constant proportions of mixed singers in Tree Creeper populations *(Certhia familiaris)*. Ethology 72: 154–164. * Ders. (1987): Langjährige Dialektkonstanz beim Gartenbaumläufer *(Certhia brachydactyla)*. J. Orn. 128: 171–180. * Ders. (1988): Neue Befunde bestätigen Baron Pernaus (1660–1731) Angaben über Lautäußerungen des Buchfinken *(Fringilla coelebs)*. J. Orn. 129: 55–70. * Thomson, G.M. (1922): The naturalisation of animals and plants in New Zealand. Cambridge Univ. Press. * 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. * Wickler, W. (1961): Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. Fortschr. Zool. 13: 303–365. * Ders. (1986): Dialekte im Tierreich. Schriftenr. Westfälischen Wilhelms-Univ. Münster N.F. 6: 1–84. * Williams, G.R. (1953): The dispersal from New Zealand and Australia of some introduced European passerines. Ibis 95: 676–692. * Wothe, K. (1979): Populationsunterschiede im Gesang des Baumpiepers *(Anthus trivialis)* und filmische Analyse seines Singfluges. Diplomarbeit, Zool. Inst. Univ. München. * Ders. (1980): Singflug des Baumpiepers. Publik. wissensch. Filmen, Sektion Biologie 13: 1–12.

Anschrift des Verfassers:
Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte, 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: 1987/88

Band/Volume: 34_1987

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

Artikel/Article: Buchfinken (Fringilla coelebs) eliminieren erlernte Gesänge von Baumpiepern (Anthus trivialis) 319-336