

Aus dem Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“, Wilhelmshaven, und dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell

Der Gesang des Feldschwirls (*Locustella naevia*) bei Lernentzug

Von Peter H. Becker

Abstract. BECKER, P. H. (1990): Song of the Grasshopper Warbler (*Locustella naevia*) in acoustic isolation. Vogelwarte 35: 257–267.

Songs of three handreared male Grasshopper Warblers kept individually in sound proof chambers are compared with natural songs. Isolated and wild songs did correspond in basic structure (song length, repetition of a two note-phrase, no. of phrases/s), in the male-specific amplitude/frequency pattern and with regard to the excited song. The songs differed, however, in the notes' frequency-modulation and -range. The isolated birds began to sing in March of their second calendar year and crystallized song during three to four weeks. Two handreared females did utter neither song nor excited song. Playback experiments confirmed, that learning is necessary for the species-specific development of the Grasshopper Warbler song, despite of its structural simplicity: Responses of free-living conspecifics to the songs of the isolated males were significantly weaker than to natural song.

Key words: Grasshopper Warbler (*Locustella naevia*) song, acoustic isolation, song development, song learning, playback experiments, reduced responsiveness to songs of isolated males.

Address: Institut für Vogelforschung, An der Vogelwarte 21, D-2940 Wilhelmshaven, FRG

1. Einleitung

110 Minuten lang vermag ein Feldschwirl-♂ nach HULTEN (1959) seinen Gesang ohne Pause vorzutragen. Aber nicht nur wegen der langen Strophen, sondern auch aufgrund der strukturellen Einfachheit ist der Feldschwirl-Gesang auffällig. Diese „Primitivität“ im Vergleich zu anderen, variablen und für uns wohlklingenderen Vogelgesängen regte Bioakustiker bisher nicht an, sich mit dem Feldschwirlgesang eingehender zu befassen, obwohl er für bestimmte Untersuchungen besonders geeignet ist: Denn schon ein Sonagramm charakterisiert das Repertoire eines ♂; und ein sehr einfacher Gesang wirft interessante Fragen auf, z. B. ob er durch Lernen oder das Genom an die nachfolgende Generation weitergegeben wird. Dieser Frage bin ich in der vorliegenden Arbeit nachgegangen.

„Arten, die sehr einfache Gesänge haben, etwa wie Uferschwalbe, Hausbaumläufer, Heuschreckenschwirl und Zilpzalp, singen auch ohne Vorschläger durchaus artgemäß, Diese Aussage von HEINROTH (1924) ist für den Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla*, THIELCKE 1984) und für den Zilpzalp (*Phylloscopus collybita*, THIELCKE 1983) widerlegt. Sollte der Gesang des Feldschwirls angeboren sein, wäre diese Vogelart eine Ausnahme unter den bisher untersuchten Singvögeln, bei denen jeweils Lernen für die Ausprägung artspezifischen Gesanges notwendig ist (z. B. THIELCKE 1977, KROODSMA 1982).

In dieser Arbeit wird die Gesangsentwicklung von drei in Schallisolation aufgezogenen Feldschwirlen dargestellt. Der Gesang dieser Vögel wird mit Wildgesang verglichen und auf seine reaktionsauslösende Wirkung auf wildlebende Feldschwirle hin geprüft.

2. Material und Methoden

2.1. Aufzucht der Feldschwirle in Schallisolation

Am 4. Juni 1977 wurden in Ludwigshafen-Oppau fünf 5tägige Feldschwirle dem Nest entnommen und am gleichen Tag als Gruppe in der Vogelwarte Radolfzell schallisoliert. Die Jungen waren mit 13 Tagen flügge und begannen im Alter von 20 Tagen selbständig zu fressen. Am 23.6., also mit 24 Tagen, wurden die Schwirle auf fünf schallisolierte Kammern vereinzelt und dort bis zum Herbst des Jahres 1978 gehalten.

Die schallisolierten Kammern sind von BECKER (1978) beschrieben. Sie können vom Arbeitszimmer aus abgehört werden, was monatlich an mehreren Tagen für mehrere Stunden geschah. Die Vögel wurden im Sommerhalbjahr unter Naturtag-Lichtbedingungen, vom 15.9.1977 bis zum 8.3.1978 im 12-Stunden-Tag gehalten.

2.2. Tonbandaufnahmen und Klangspektrogramme

Mit den Tonbandgeräten Nagra III oder IV.2 (19 cm/s) und dem dynamischen Mikrofon DP 4/X der Firma Grampian (Freiland und Kammern) oder dem Mikrofon MB 215 (Kammern) wurden die Lautäußerungen auf Band genommen. Im Freiland fand zusätzlich ein Parabolreflektor von Grampian mit 60 cm Durchmesser Verwendung.

Die Freilandaufnahmen wurden 1978 am Mindelsee (bei Radolfzell, westlicher Bodensee, Südwestdeutschland) durchgeführt. Ich war bemüht, von jedem der 9 σ möglichst mehrere Minuten des Gesangsvortrags aufzunehmen, nach Möglichkeit auch Aufnahmen von mehreren Strophen zu machen. Zwei der Erregungsstrophen (Abb. 2) stammen von Feldschwirlen am Federsee (Südwestdeutschland).

Nach Ausbilden ihres Gesangs wurden die Feldschwirle vom 10. Mai an in den Kammern gelegentlich durch Vorspielen des Gesangs wildlebender dazu angeregt, Erregungsstrophen zu singen.

Sonagramme wurden mit dem Klangspektrographen Kay-Elementrics 6061 B angefertigt (85–8000 Hz, Filterbreite 45 und 300 Hz). Daneben wurden zu sechs Zeitpunkten eines 2,4 s langen Gesangsausschnitts Sektionsanalysen durchgeführt, die die Amplitudenverteilung über der Frequenz wiedergeben. Der Gesang eines σ ist bereits durch ein Sonagramm und eine Sektions-Analyse charakterisiert. Dennoch wurden meist Sonagramme von mehreren Gesangsabschnitten oder Strophen eines Gesangsvortrags angefertigt.

Die sonographischen Analysen führte ich teils in der Vogelwarte Radolfzell, teils am Institut für Vogelforschung in Wilhelmshaven durch. Für die Abbildungen wurden die Klangspektrogramme und Sektionen fotografiert.

2.3. Klangattrappen-Versuche

Mit einer Bandschleife wurden die ausgewählten Gesangsstrophen (s. Abb. 6) zu den fertigen Klangattrappen von 2 min Dauer überspielt.

Die Methode ist dargelegt und diskutiert bei BECKER (1976) und THIELCKE et al. (1978). Neben der Annäherung an die Schallquelle wurden auch Gesangsantworten der Feldschwirl- σ bewertet.

Ablauf der Klangattrappen-Versuche: Vorspiel der zu prüfenden Klangattrappe (Test) 2 min – Protokollzeit 5 min – Pause 5 min (nur bei Reaktion auf Test) – Vorspiel der Kontrollstrophe, 2 min – Protokollzeit 5 min. Der Versuch dauerte also 19 min. Die Klangattrappen ertönten in Feldschwirl-Revieren aus dem Lautsprecher DH (Kudelski) und wurden von den Tonbandgeräten Nagra III oder IV.2 (Kudelski) mit jeweils gleicher, etwa natürlicher Lautstärke und vom gleichen Ort aus abgespielt (vom Boden oder von einem Busch aus). Die Versuche fanden am Mindelsee oder bei Radolfzell am Bodensee in der Zeit vom 12. Mai bis 21. Juni 1978 statt.

Verhaltensprotokolle: Während des Vorspiels der Klangattrappen und der anschließenden Protokollzeit, insgesamt also in jeweils 7 min für Test und Kontrolle, wurde das Verhalten der σ in vorgefertigten Protokollbögen festgehalten. φ schienen nicht auf Klangattrappen zu reagieren. Annäherung: Es wurde festgehalten, ob sich der Feldschwirl auf weniger als 10 m, 5 m oder 1 m der Schallquelle näherte. Außerdem wurden Gesangsreaktionen mit einer Strichliste festgehalten: Anzahl der Erregungsstrophen; Anzahl der Gesangsstrophen. Während Erregungsstrophen bei fast allen Klangattrappen-Versuchen zu hören waren, antworteten nur wenige σ mit Gesang auf die Klangattrappen (s. Abb. 6). Abb. 5 stellt ein Beispiel für ein in dieser Weise erfaßtes Verhaltensprotokoll vor. Die Reaktionen auf Test und Kontrolle wurden als verbundene Stichproben statistisch geprüft. Näheres s. Abb. 6.

Dank s a g u n g. Herrn A. PFEIFFER aus Ludwigshafen-Oppau verdanke ich die Feldschwirl-Brut. Die Max-Planck-Gesellschaft unterstützte die Untersuchungen durch ein Forschungsstipendium. Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danke ich Herrn Prof. Dr. G. THIELCKE.

3. Ergebnisse

3.1. Der Gesang des Feldschwirls am Mindelsee

Eine aus zwei unterschiedlichen Elementen zusammengesetzte Elementgruppe wird ständig wiederholt (s. auch WAHLSTRÖM 1966). Eines der Elemente erstreckt sich über einen geringen, das andere über einen größeren Frequenzbereich. Dementsprechend klingt das erste Element rein, das zweite rauh.

Rhythmus: In der Wiederholungsrate der Elementgruppe finden wir interindividuelle Unterschiede. 1978 schwankte der Rhythmus bei den aufgenommenen neun Individuen zwischen 23 und 27 Elementgruppen pro s und betrug im Mittel $24,2 \pm 1,2$. Die Auswertung von Gesangsaufnahmen aus verschiedenen Gebieten Europas ergab 22,5 bis 27,4 Elementgruppen pro s (WAHLSTRÖM 1966).

Schallintensität über dem Frequenzspektrum: Neben dem Gesangsrhythmus unterschieden sich Feldschwirl-♂ auch im mit der Tonhöhe variierenden Muster der Schallintensität (Abb. 1). Die ein Zeitintervall von 40 ms und damit etwa eine Elementgruppe mit Pause be-

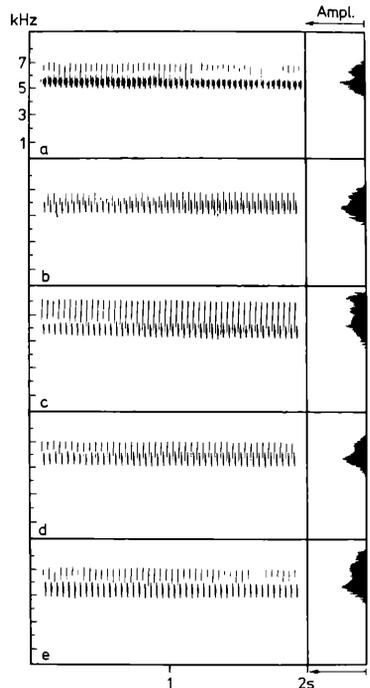


Abb. 1: Sonogramme und Amplitudenspektren (Sektionen) des Gesangs von fünf benachbarten Feldschwirlen, aufgenommen 1978 am Mindelsee in Südwestdeutschland.

Fig. 1: Sonograms and amplitude sections of the songs of five neighbouring Grasshopper Warblers from Mindelsee, southwestern Germany, in 1978.

schreibenden Sektionen sind individualtypisch. Gesänge mit großer Amplitude im oberen Frequenzbereich klingen für unser Ohr hoch (Abb. 1 c, e), Gesänge mit großer Amplitude in niedriger Frequenzlage tief. Die in Abb. 1 dargestellten Gesänge stammen von benachbarten ♂. Der Durchschnittswert für die Population am Mindelsee 1978 betrug für die max. Amplitude $5,6 \pm 0,3$ kHz (Spannweite 5,3–6,1). Die Tonhöhe der Gesangselemente lag innerhalb des Frequenzbereichs von 4,1–8,5 kHz.

Jedes ♂ ist also durch seinen Gesangsrhythmus und sein Amplitudenmuster über der Frequenz in seinem Gesang charakterisiert. Bereits mit einem Sonogramm und einer Sektion läßt sich der Gesang eines Feldschwirl-♂ aufgrund der geringen Variabilität beschreiben.

Erregungsstrophe: Weithin unbekannt ist, daß der Feldschwirl über einen weiteren Strophenotyp verfügt, den ich „Erregungsstrophe“ nenne (Abb. 2). Sie tritt bei Auseinandersetzungen zwischen Individuen auf und wird von den ♂ bei der Reaktion auf Klangattrappen

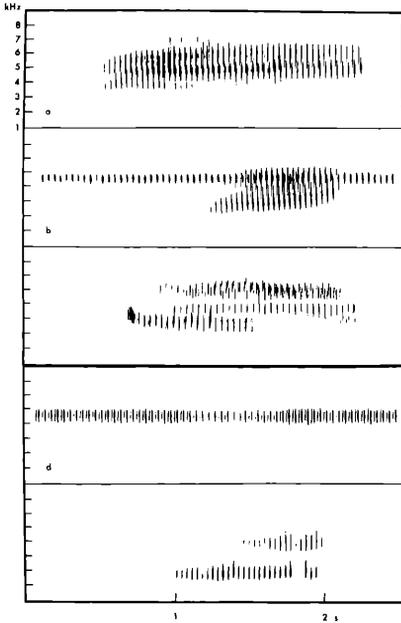


Abb. 2: Erregungsstrophen von drei wildlebenden Feldschwirl-♂ (a-c) und den in Schallisolation aufgezogenen ♂ I1 (d) und I2 (e). Die Erregungsstrophen wurden als Reaktion auf Klangattrappen geäußert, die in den Sonagrammen b, d im Hintergrund sichtbar sind und den Vergleich mit der Gesangsstrophe ermöglichen.

Fig. 2: Excited songs of three wild Grasshopper Warblers (a-c) and of the sound-isolated ♂ I1 (d) and I2 (e). These excited songs were uttered in response to playback of natural songs (background b, d).

geäußert (Abb. 5). Die Elemente liegen ca. 1–2 kHz unter der Tonhöhe der Gesangsstrophe, so daß die Erregungsstrophe tiefer klingt. Die Wiederholungsrate der Elementgruppe entspricht der des Gesangs. Die Erregungsstrophe ist aber wesentlich kürzer als die Gesangsstrophe, in der Regel nur 1–2 s lang, und geht gelegentlich in die Gesangsstrophe über (s. Abb. 5). 17 Feldschwirle, die im Freiland mit Erregungsstrophen auf das Vorspiel einer Klangattrappe arteigenen Wildgesangs reagierten (s. 3.3.), äußerten durchschnittlich $4,4 \pm 3,6$ Erregungsstrophen (1–11).

3.2. Gesangsentwicklung unter Lernentzug

Als die jungen Feldschwirle noch in der Gruppe zusammen waren und auch nach ihrer Vereinzelung wurden keinerlei Gesangsansätze, nur einige Rufe vernommen. Auch in den Wintermonaten äußerten die Feldschwirle keinen Gesang.

Am 1. März 1978 wurde von ♂ I2 der erste Gesang gehört und auf Tonband aufgenommen. ♂ I1 sang erstmalig am 23. März. ♂ I3 wurde zum ersten Male am 18. Mai aufgenommen; der Gesangsbeginn ließ sich wegen eines ausgefallenen Mikrophons nicht feststellen (Abb. 3).

Von den beiden restlichen Feldschwirlen habe ich niemals Gesangsäußerungen vernommen. Sie konnten auch durch Vorspiel von Wildgesang nicht zum Singen oder zum Äußern der Erregungsstrophe stimuliert werden. Ich nahm an, daß beide Vögel ♀ waren. Durch eine Brut des ♂ I3 im Jahre 1979 wurde diese Annahme für eines der beiden ♀ bestätigt. In der Voliere im Institut für Vogelforschung legte das ♀ 5 Eier, die jedoch unbefruchtet waren. Auch 1980 hatte das Brutpaar erneut ein Gelege mit 5 – abermals unbefruchteten – Eiern.

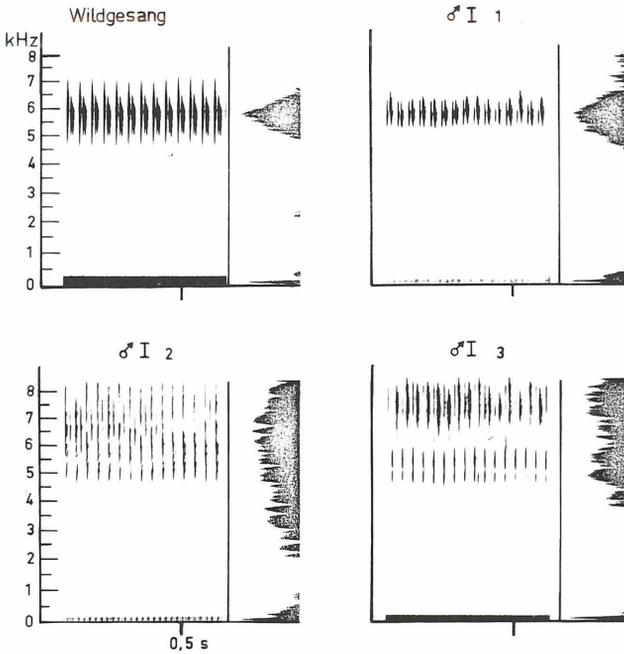


Abb. 3: Der in Schallisolation entwickelte Gesang der 3 ♂ I1, I2 und I3 im Vergleich zum Wildgesang. Strophenabschnitte sind als Sonagramm und als Amplitudenspektrum wiedergegeben.

Fig. 3: Natural Grasshopper Warbler song („Wildgesang“) in comparison with the songs of the three isolated ♂ I1, I2 and I3 (sonagrams and amplitude sections).

Gesangsentwicklung

Die Erstaufnahmen der beiden ♂ I1 und I2 (Abb. 4) zeigen ein noch sehr unregelmäßiges Gesangsmuster. Zwischen den Elementen bzw. Elementgruppen finden sich teilweise unregelmäßig lange Pausen. Auch der Frequenzbereich der Elemente ist noch sehr variabel. Das zweite Element der Elementgruppe wird nur gelegentlich gebracht.

Auskristallisiert wurde die Gesangsstrophe von ♂ I1 erstmalig am 15. April aufgenommen, also gut drei Wochen nach Gesangsbeginn. Ähnlich wie beim Wildgesang bestand die Strophe dieses Vogels aus einer Elementgruppe, die sich im Lauf der Gesangsausbildung herauskristallisierte (Abb. 3, 4).

Ganz ähnlich verlief die Gesangsentwicklung bei Feldschwirl I2, der ebenfalls eine Elementgruppe ausbildete, die aus zwei einen großen Frequenzbereich umfassenden Elementen bestand. Der kristalline Gesang wurde erstmalig 30 Tage nach Gesangsbeginn verzeichnet (Abb. 3, 4). Feldschwirl I3 äußerte bei seiner Erstaufnahme bereits kristallinen Gesang, der sich danach nicht mehr veränderte (Abb. 3).

Die Anzahl der Elementgruppen/s nahm bei beiden ♂ im Verlauf der Gesangsentwicklung zu, die Variation dagegen ab ($\bar{x} \pm s_d$) ♂ I1: März (n = 6 Strophen) $23,8 \pm 0,6$; April (n = 10) $26,0 \pm 0,8$; Mai (n = 12) $27,1 \pm 0,4$; Juni (n = 1) $26,6$; ♂ I2: März (n = 13) $24,9 \pm 0,9$; April (n = 7) $26,8 \pm 0,6$; Mai (n = 9) $27,3 \pm 0,3$. ♂ I3 sang durchschnittlich $29 \pm 0,4$ Gruppen/s (28–30, n = 14).

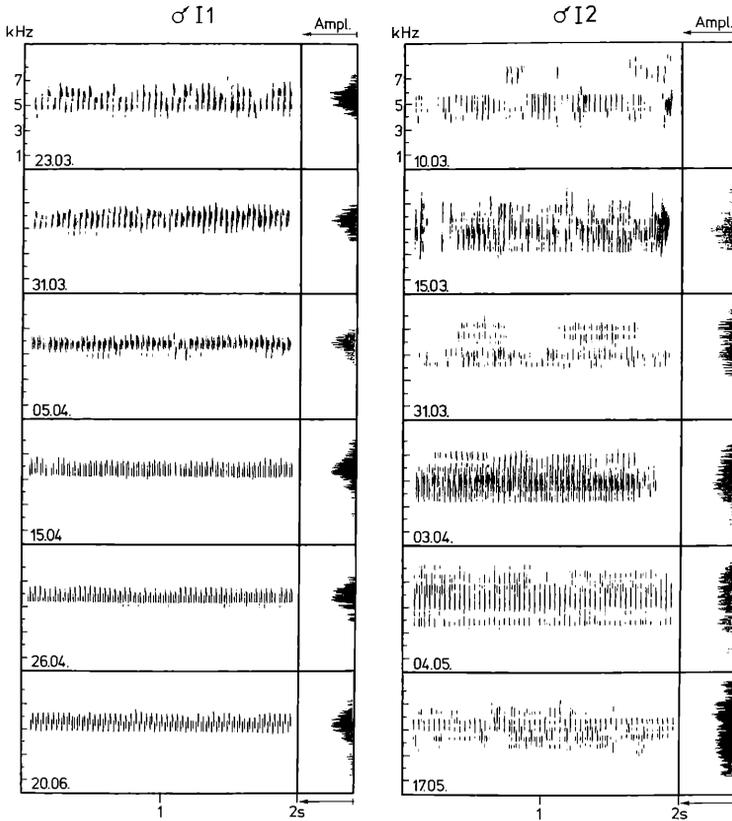


Abb. 4: Die Gesangsentwicklung der beiden schallisoliert aufgezogenen ♂ I1 (links) und I2, dargestellt an Sonagrammen und Amplitudenspektren von Aufnahmen verschiedenen Datums im Frühjahr 1978.

Fig. 4: Song development in the acoustically isolated Grasshopper Warbler ♂ I1 (left) and I2, shown by sonagrams and amplitude sections of song recordings at different date during spring 1978.

In der Wiederholungsrate der Elementgruppe entsprach der Gesang also dem Wildgesang (s. 3.1.), nicht aber im Frequenzverlauf der Elemente, der bei zwei ♂ einen ungewöhnlichen Umfang hatte. Das einen geringen Frequenzbereich umfassende Element des Wildgesangs (s. 3.1.) wurde nur von ♂ I1 gesungen (Abb. 3). Bei allen isolierten ♂ waren die Elemente variabler in der Frequenz als im Wildgesang.

Erregungsstrophe

Wie ihre wildlebenden Artgenossen äußerten alle drei Feldschwirl-♂ die Erregungsstrophe, insbesondere wenn sie Wildgesang vom Tonband hörten. Die Erregungsstrophe lag ebenfalls in der Frequenz tiefer, dauerte 1–2 s und ging bei ♂ I2 in Gesang über (Abb. 2).

Gesangsverhalten

Das Gesangsverhalten der schallisolierten Vögel entsprach demjenigen wildlebender Feldschwirle; sie sangen sehr lange Strophen. Als durchschnittliche Dauer komplett aufgenomme-

ner Strophen wurde für σ I1 11 ± 10 s (2–33 s, n = 17), für σ I2 41 ± 23 (13–77 s, n = 10) und für σ I3 10 ± 5 s (6–16 s, n = 3) ermittelt. 13 nicht von Beginn an aufgezeichnete Strophen von σ I2 waren durchschnittlich 59 ± 51 s lang (9–206 s). Einen Nachweis habe ich dafür, daß σ I2 bereits frühmorgens sang, bevor das Licht in der Kammer anging (4. Mai). Auch die Reaktion auf Gesang mit Erregungsstropfen und anschließendem Gesang verlief artgemäß (vgl. 3.1, Abb. 5). So sangen σ I1 $10,8 \pm 3,3$ (4–17, 14 Tests), σ I2 $6,7 \pm 3,1$ (3–13, 15 Tests) und σ I3 5 und 6 Erregungsstropfen (2 Tests) als Reaktion auf die Wildstrophe, wenn diese die Schallkammer eingespielt wurde.

3.3. Reaktion freilebender Feldschwirle auf die in Schallisolation entwickelten Gesangsstropfen

Feldschwirle reagieren sehr stark auf Klangattrappen. Abb. 5 stellt beispielhaft eine typische Reaktion eines Feldschwirl- σ auf Wildgesang vor. Die Vögel reagieren sehr schnell mit Annäherung und halten sich häufig unmittelbar an der Schallquelle auf. Während des Gesangsvor-

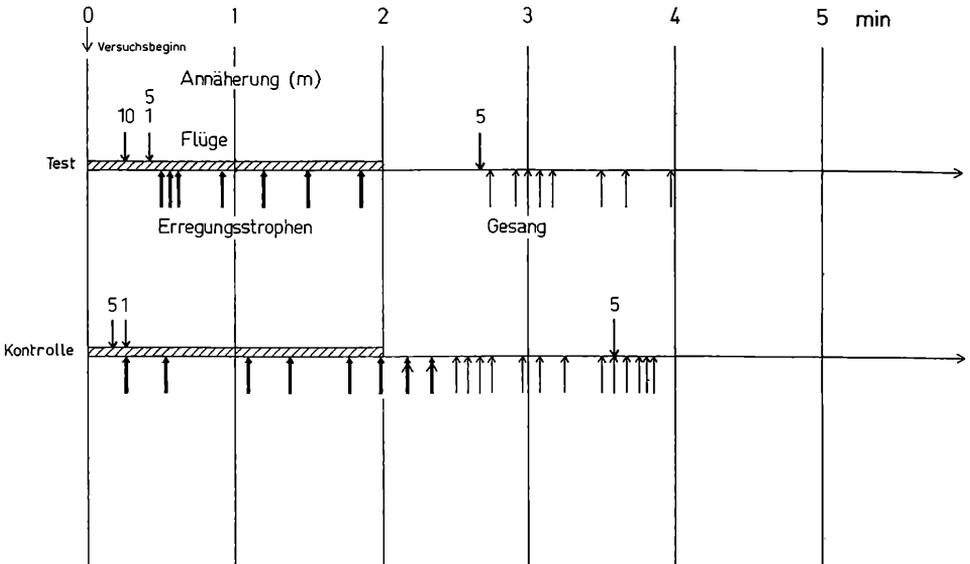


Abb. 5: Typischer Verlauf eines Klangattrappen-Versuchs beim Feldschwirl (3.5.1978, Protokoll auf Kassettensrecorder). Der Wildgesang wurde als Test und Kontrolle jeweils 2 Min. vorgespielt (schraffiert; näheres zur Methode s. 2.3.). Bereits 26 s nach Ertönen der Klangattrappe kam das σ nahe an den Lautsprecher heran, flog anschließend in der Lautsprecherumgebung umher und reagierte mit Erregungsstropfen (dicke Pfeile). Nach Beendigung des Klangattrappen-Vorspiels entfernte sich der Vogel und begann mehr als 5 m vom Lautsprecher weg zu singen (Gesangsstropfen: dünne Pfeile). Bei der Kontrolle erfolgte die Annäherung rascher, und nach dem Ertönen der Attrappe gingen zwei Erregungsstropfen in Gesang über.

Fig. 5: Record of a typical playback experiment in a Grasshopper Warbler σ (recorded on a cassette recorder on 3. May 1978 in southwestern Germany). The natural song was presented during 2 min in both test ("Test") and control ("Kontrolle") (hatched bars), followed by a further 5 min-period of recording. Test- and control-blocks were separated by an interval of 5 min. 26 s after start of the test-song playback, the σ approached close to the speaker, performed flights ("Flüge") and responded with excited songs (thick arrows, "Erregungsstrophe"). After the test the bird withdraw and began to sing more than 5 m away ("Gesang", thin arrows). During control-playback the σ approached again quicker, and after playback two excited songs passed into song ("Gesang").

spiels äußern sie Erregungsstrophen, möglicherweise um die Aufmerksamkeit des vermeintlichen Rivalen zu erregen. Ist die Klangattrappe verstummt, antworten die Vögel häufig mit Gesang, der gelegentlich aus Erregungsstrophen hervorgeht.

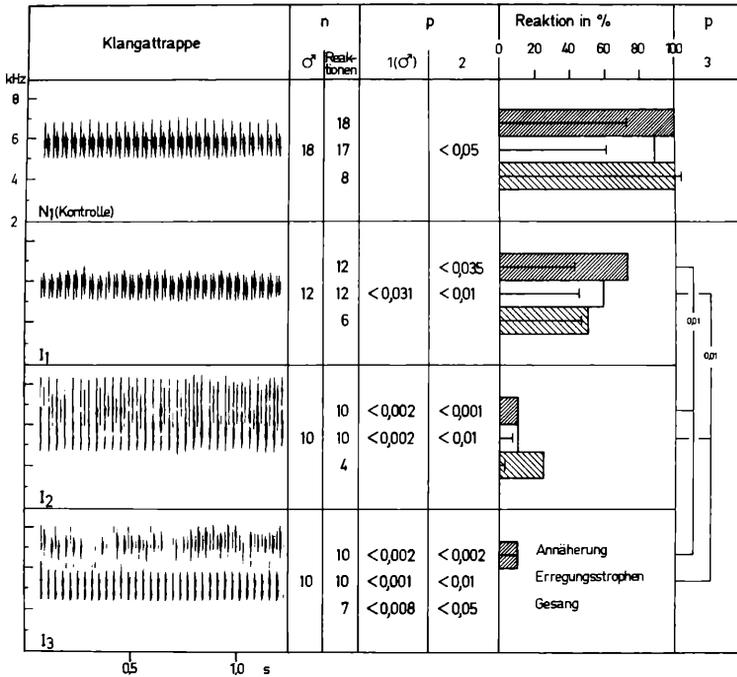


Abb. 6: Reaktion freilebender Feldschwirle auf Wildgesang (Kontrolle) und den Gesang der drei schallisoliert aufgezogenen Vögel. Ausschnitte der Klangattrappen sind als Sonogramm dargestellt. Zum Ablauf der Versuche s. 2.3. und Abb. 5. Geprüfte Reaktionen: Annäherung an den Lautsprecher, Erregungsstrophen (s. Abb. 2), Gesangsstrophen. Die Anzahl untersuchter bzw. mit den betreffenden Verhaltensweisen auf die die Test- oder Kontrollattrappe reagierender ♂ ist angegeben (n). Die Reaktionen auf die Teststrophe sind in % im Vergleich zur anschließend geprüften Kontrollstrophe (= Wildgesang; oben als Test und Kontrolle getestet) wiedergegeben, statistisch gesicherte Unterschiede ($p < 0,05$) als p-Werte angeführt. Säulen: Anzahl reagierender ♂, geprüft mit dem Vorzeichen-test (einseitig) gegenüber der Kontrolle (p₁); Linien: % der ♂, die beim Test mindestens gleichnah oder näher kamen als bei der Kontrolle (p₂, Vorzeichen-test s. o.), bzw. Anzahl der geäußerten Strophen in % im Vergleich zur Kontrolle (p₂, Wilcoxon-Test für Paardifferenzen, einseitig). p₃ gibt signifikante Unterschiede in der Anzahl reagierender ♂ auf die Gesangsstrophen der schallisoliert aufgewachsenen Vögel an (χ^2 -Test, 2seitig).

Fig. 6: Response of free-living Grasshopper Warblers to playback of the natural song (N1, "Kontrolle") and of the songs of three isolated conspecifics I1, I2 and I3. See Fig. 5 for the experimental procedure. Behavioural measurements: Approach distance to the speaker ("Annäherung"; ≤ 10 m, ≤ 5 m, ≤ 1 m), no. of excited songs ("Erregungsstrophen"), no. of songs ("Gesang"). The no. of ♂ tested and of ♂ responding by the respective behaviour is given (n). The response to the test song is shown as % compared to that on natural control song ("Kontrolle", played after the test song; above tested as test and control). p-values indicate significant differences ($p \leq 0.05$). Bars: % of responding ♂ (one-tailed sign-test, p₁); lines: % of ♂ approached \leq than in control (p₂, one-tailed sign-test), or no. of songs in % compared to the control (p₂, Wilcoxon-test, one-tailed). p₃ shows significant differences in the no. of responding ♂ between the songs of the isolated birds (lines, two-tailed χ^2 -test).

Bietet man den Wildgesang als Test und anschließend als Kontrolle an, reagierten die σ mit Ausnahme in der Anzahl der Erregungsstrophen auf die Kontrolle nicht gesichert verschieden vom Versuch (Abb. 6). Eine Reaktion mit Gesang wurde nur bei weniger als der Hälfte der getesteten Feldschwirle festgestellt.

Sind nun die in 3.2. aufgezeigten Unterschiede zwischen dem Wildgesang und dem Gesang der schallisolierten Feldschwirle für wildlebende Vögel selbst von Bedeutung? Auf alle drei Gesänge reagierten die Feldschwirle deutlich schwächer, und zwar in mindestens drei der geprüften sechs Verhaltenskriterien (Abb. 6). Jedoch wurden auch Unterschiede in der Reaktion auf die 3 in Schallisolation entwickelten Gesangsstrophen deutlich: Die Strophe des σ I wurde sowohl von mehr σ mit Annäherung als auch mit Erregungsstrophen beantwortet als die Strophen der beiden anderen schallisolierten Feldschwirle. Vom akustischen Eindruck wie auch aufgrund der sonographischen Analyse (Abb. 3, 4) kommt diese Strophe dem Wildgesang am nächsten.

4. Diskussion

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß Lernen für die artgemäße Ausbildung des Feldschwirlgesangs notwendig ist. Dies belegt einmal die sonographische Analyse der Gesänge der schallisolierten Vögel sowie das Ergebnis, daß sie keine oder zumindest eine deutlich abgeschwächte Wirkung als Artsignal zeigen. Demnach gilt auch für den wohl strukturell einfacheren Singvogelgesang in Europa die oben zitierte Feststellung von HEINROTH (1924, S. 1.) und von HEINROTH & HEINROTH (1926, S. 108) nicht. Für alle bisher untersuchten Singvogelarten ist Lernen für die Ausprägung artgemäßen Singens notwendig (z. B. THIELCKE 1977, KROODSMA 1982, KROODSMA & BAYLIS 1982). Demnach kann aus der Einfachheit eines Gesangs nicht eine geringe Funktion des Lernens für seine Weitergabe abgeleitet werden. Bei der Sumpfmeise (*Parus palustris*) konnte ich allerdings zeigen, daß Lernen für die aus einem Element bestehende „Klapperstrophe“ von geringerer Bedeutung ist als für die aus verschiedenen Elementen zusammengesetzten, komplexeren Strophentypen dieser Art, die bei Schallisolation nicht entwickelt wurden (BECKER 1978). Je nach Vogelart sind Vererbung und Tradition in der Ontogenese verschiedener Gesangsstrophen oder Gesangsparameter in wechselnden Anteilen verschränkt (Sumpfmeise s. o., Strohwitwe, *Tetraenura fischeri*, NICOLAI 1973; Kleinsterchen, *Spermestes cucullata*, GÜTTINGER & ACHERMANN 1972; Grünling, *Chloris chloris*, GÜTTINGER 1974, 1979; Zilpzalp, *Phylloscopus collybita*, THIELCKE 1983).

Lernen verringert die Variationsbreite des Gesangs, womit seine Wirksamkeit als artspezifisches Signal gewährleistet wird (z. B. BECKER 1982, THIELCKE 1984). Welche Gesangsmerkmale werden nun beim Feldschwirl besonders durch Lernen beeinflusst? Die drei schallisolierten σ können nur erste Hinweise geben.

Gesangsverhalten und rhythmischer Gesangsaufbau (Strophenlänge: vgl. mit WARNKE (1943), KLIEBE (1966), HULTEN (1959), VADER (1977); Element- und Pausenlänge, Bildung einer Elementgruppe, Anzahl der Elemente pro Zeiteinheit) entwickelten sich artgemäß, während sich der Frequenzverlauf der Elemente in Schallisolation nicht arttypisch ausbildete. So fehlte den schallisolierten Vögeln der Wechsel zwischen zwei Elementen unterschiedlichen Frequenzumfangs; die Gesänge von zwei der schallisolierten Tiere nahmen einen wesentlich größeren Frequenzbereich als Wildgesang ein und klangen aufgrund der tiefen Frequenzen für unser Ohr „krächzend“. Auf diese Strophen reagierten die Wildvögel fast nicht, während die Strophe von σ II, die dem Wildgesang am nächsten kam (s. Abb. 3), von mehr als der Hälfte der wildlebenden Artgenossen als Artgesang verstanden wurde (Abb. 6). Hinsichtlich der angeborenen und erlernten Anteile an verschiedenen Gesangsmerkmalen ist der Feldschwirl somit vermut-

lich dem Zilpzalp ähnlich (THIELCKE 1983): Auch bei dieser Art ist das Grundmuster des Gesangs weitgehend angeboren, nämlich die Einteilung in Strophen, die Pausenlänge zwischen Elementen und die Ausbildung von Elementtypen. Wie beim Feldschwirl sind dagegen Tonhöhenverlauf und -umfang von Elementtypen tradiert, im Unterschied zum Feldschwirl auch die einheitliche Pausenlänge zwischen den Elementen.

Daß sich der rhythmische Aufbau des Gesangs der unter Lernentzug aufgewachsenen Feldschwirle artspezifisch entwickelte, die wildlebenden Artgenossen jedoch nicht auf den Gesang ansprachen, ist ein Hinweis darauf, daß die Artspezifität im Feinbau der Gesangselemente codiert ist; darin ist der Feldschwirl ebenfalls dem Zilpzalp (s. BECKER et al. 1980) und vielen anderen Arten „verwandt“ (Übersicht BECKER 1982). Eine Untersuchung der artkennzeichnenden Parameter des Feldschwirlgesangs steht jedoch noch aus.

Das sowohl im Wildgesang wie auch im Gesang der schallisolierten Feldschwirle interindividuell stark variierende Amplitudenspektrum (Abb. 1, Abb. 3) charakterisiert für unser Ohr die einzelnen Feldschwirl- σ und stellt möglicherweise einen Parameter für die Individualerkennung dar. Die Anzahl der Doppelemente pro Zeiteinheit kennzeichnet Brutpopulationsmerkmale, denn dieses Merkmal variiert zwischen Jahren und Brutgebieten (BECKER unveröff.).

Im Gegensatz zu den Beobachtungen von HEINROTH & HEINROTH (1926) habe ich während der Jugendentwicklung der Feldschwirle keine gesanglichen Äußerungen vernommen. Auch im ersten Winter ihres Lebens sangen die Feldschwirle nicht. Die ersten Gesangsäußerungen erfolgten als plastischer Gesang im März, also zur Zeit des Heimzuges. Die Ontogenese vom plastischen bis zum kristallinen Gesang nahm etwa 3–4 Wochen in Anspruch, entsprechend den Befunden bei anderen Arten (z. B. MARLER & PETERS 1982). Danach änderte sich der Gesang nicht mehr. Von den beiden σ wurden keinerlei Gesangsäußerungen vernommen, auch nicht von KLIEBE (1965). Den „kurzen Anlauf zum Schwirren“, den HEINROTH & HEINROTH (1926) nicht nur vom σ , sondern auch vom φ hörten, habe ich niemals registriert und auch durch Vorspielen von Gesang den φ nicht entlocken können. Nach der Beschreibung von HEINROTH & HEINROTH könnte es sich möglicherweise um die Erregungsstrophe gehandelt haben (Abb. 2), die dann nicht nur bei aggressiven Auseinandersetzungen zwischen Revierinhabern, sondern auch zwischen Paarpartnern geäußert würde. Sowohl KLIEBE (1965) als auch ich haben sie allerdings nur vom σ vernommen.

Zusammenfassung

Der Gesang von drei unter Lernentzug aufgezogenen Feldschwirl- σ wird mit dem wildlebender Feldschwirle verglichen. Die Gesänge schallisolierter und freilebender σ stimmten überein im Grundmuster (Strophenlänge, Wiederholung einer Elementgruppe aus zwei Elementen, Anzahl der Elementgruppen pro s [23–27]), in der Ausbildung individualtypischer Amplitudenspektren (Abb. 1, 3) und in der Erregungsstrophe (Abb. 2); in Frequenzverlauf und -spektrum der Elemente waren sie jedoch verschieden (Abb. 3). Die isolierten Vögel begannen im März des ersten Lebensjahres zu singen und entwickelten in 3–4 Wochen ihre kristallisierte Gesangsstrophe (Abb. 4). Zwei aufgezogene φ äußerten weder Gesang noch Erregungsstropfen. Über die sonographische Analyse hinaus belegen Klangattrappen-Versuche, daß Lernen für die artgemäße Entwicklung des strukturell einfachen Feldschwirl-Gesangs notwendig ist (Abb. 6): Die Reaktion wildlebender Feldschwirle auf die Strophen der handaufgezogenen Vögel war signifikant geringer als auf Wildgesang.

Literatur

Becker, P. H. (1976): Artkennzeichnende Gesangsmerkmale bei Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*). Z. Tierpsychol. 42: 411–437. * Ders. (1978): Der Einfluß des Lernens auf einfache und komplexe Gesangsstropfen der Sumpfschneise (*Parus palustris*). J. Orn. 119: 388–411. *

- * Ders. (1982): The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In: D. E. Kroodsmas & E. H. Miller (eds.): Acoustic communication in birds. Volume 1, 213–252. Academic Press, London, New York.
- * Becker, P. H., G. Thielcke & K. Wüstenberg (1980): Der Tonhöhenverlauf ist entscheidend für das Gesangserkennen des mitteleuropäischen Zilpzalps (*Phylloscopus collybita*). J. Orn. 121: 229–244.
- * Güttinger, H. R. (1974): Gesang des Grünfinglers (*Chloris chloris*). Lokale Unterschiede und Entwicklung bei Schallisolation. J. Orn. 115: 321–337.
- * Ders. (1979): The integration of learnt and genetically programmed behaviour: A study of hierarchical organization in songs of Canaries, Greenfinches and their hybrids. Z. Tierpsychol. 49: 285–303.
- * Güttinger, H. R., & J. Achermann (1972): Die Gesangsentwicklung des Kleinelsterchens (*Spermestes cucullata*). J. Orn. 113: 37–48.
- * Heinroth, O. (1924): Lautäußerungen der Vögel. J. Orn. 72: 223–244.
- * Heinroth, O., & M. Heinroth (1926): Die Vögel Mitteleuropas. Bd. 1. Bermühler, Berlin.
- * Hulten, M. (1959): Beitrag zur Kenntnis des Feldschwirls (*Locustella naevia*). Regulus 39: 95–117.
- * Kliebe, K. (1965): Beitrag zur Brutbiologie des Feldschwirls – *Locustella naevia*. Luscinia 38: 22–27.
- * Ders. (1966): Zur Gesangsdauer des Feldschwirls (*Locustella naevia*). Orn. Mitt. 18: 109–110.
- * Kroodsmas, D. E. (1982): Learning and the ontogeny of sound signals in birds. In: D. E. Kroodsmas & E. Miller (eds.): Acoustic communication in birds 2: 1–23. Academic Press, New York.
- * Kroodsmas, D. E., & J. R. Baylis (1982): A world survey of evidence for vocal learning in birds. In: D. E. Kroodsmas & E. H. Miller (eds.): Acoustic communication in birds 2: 311–337. Academic Press, New York.
- * Marler, P. R., & S. Peters (1982): Subsong and plastic song: Their role in the vocal learning process. In: D. E. Kroodsmas & E. H. Miller (eds.): Acoustic communication in birds 2: 25–50. Academic Press, New York.
- * Nicolai, J. (1973): Das Lernprogramm in der Gesangs- und Strohweidenbildung der Strohweide *Tetraena fischeri* Reichenow. Z. Tierpsychol. 32: 113–138.
- * Thielcke, G. (1977): Die Programmierung von Vogelgesängen. Vogelwarte 29 (Sonderheft): 153–159.
- Ders. (1983): Entstanden Dialekte des Zilpzalps *Phylloscopus collybita* durch Lernentzug? J. Orn. 124: 333–368.
- * Ders. (1984): Gesangslernen beim Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla*). Vogelwarte 32: 282–297.
- * Thielcke G., K. Wüstenberg & P. H. Becker (1978): Reaktionen von Zilpzalp und Weidenweber (*Phylloscopus collybita*, *Ph. trochilus*) auf verschiedene Gesangsformen des Zilpzalps. J. Orn. 119: 213–226.
- * Väder, W. (1977): Notes on the song of a Grasshopper Warbler (*Locustella naevia*). Sterna 16: 217–224.
- * Wahlström, S. (1966): En akustisk jämförelse mellom songen hos tre olika Locustella-arter. Var Fagelv. 25: 161–166.
- * Warnke, G. (1943): Kleine Studie zum Gesang des Heuschreckenschwirls. Beitr. Fortpfl. Biol. Vogel 19: 65–68.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1989/90

Band/Volume: [35_1989](#)

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

Artikel/Article: [Der Gesang des Feldschwirls \(*Locustella naevia*\) bei Lernentzug 257-267](#)