

Aus dem Fachbereich Biologie der Universität Kaiserslautern

Das Gesangslernen und seine Beziehung zur Gehirnentwicklung beim Kanarienvogel (*Serinus canaria*)

Von Hans Rudolf Güttinger*, Harald Fuchs und Gaby Schwager

Abstract. GÜTTINGER, H. R., H. FUCHS & G. SCHWAGER (1990): Repertoire learning in the canary (*Serinus canaria*) and its relation to the ontogenetic development of the vocal control centers in the brain. – *Vogelwarte* 35: 287–300.

Male canaries memorize songs as juveniles and subsequently match their own song output to their memory by practising to sing.

To assess the relationship among the acoustic learning process, the developmental differentiation of the song controlling areas in the brain and plasma testosterone levels, the following questions were investigated in male canaries:

- At what time during development can song be learned?
 - Are ontogenetic song stages paralleled by developmental alteration of the brain nucleus hyperstriatum ventrale (HVC)?
 - How does testosterone treatment influence the song development and the structures of the brain?
- 7 male canaries were raised in acoustic isolation. They could hear three different tutor tapes, containing natural songs of canaries. The first tape was played to the birds from day 30 until day 70. The second type from day 120 to 160, and the third from day 190 until day 230.

The ontogenetic differentiation of the song controlling brain areas (e. g. HVC) was studied in testosterone treated males and in controls.

The following results were obtained:

7 male canaries copied 19 syllable types from the first tape and 47 from tape 2 and 3.

Testosterone therapy accelerated song development dramatically. At day 70, 10 days after testosterone administration full song was attained, which is sung at day 280 to 300 in the controls. After only a few days of song practise the memorized microstructure of syllabic pattern appeared as an acoustic motor pattern.

Memory formation for learned syllable pattern is not paralleled by high peripheric estradiol titers: The canaries learned syllables at ontogenetic stages with both extreme low and extreme high concentrations.

No correlation between increase in the volume of the HVC during development as measured in Nissl-stained material and the song learning process could be found. Memorization started early in development at a time when we could not delineate the HVC from the surrounding brain tissue in the Nissl-staining.

The period of song acquisition and the period of motor production were not temporally separated from each other.

Key words: Kanarienvogel (*Serinus canaria*), song development, brain differentiation, testosterone.

Address: FB. Biologie der Universität Kaiserslautern, Erwin-Schrödinger-Str., D-6750 Kaiserslautern, FRG

1. Einleitung

Um die Beziehungen zwischen den inneren Bedingungen (hormonelles Milieu) und der Gehirn- und Gesangsentwicklung zu analysieren, werden folgende drei Aspekte für den Kanarienvogel dargestellt:

1. Gibt es für das akustische Lernen sensible Phasen? Inwieweit sind Lautlernen und das Gesangsüben zwei voneinander zeitlich sich ablösende Phasen?

* mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (GU 148 I 7–8).

2. Der ontogenetische Zeitplan der Gehirnentwicklung. Welche Parallelen bestehen zwischen der Gehirn- und Gesangsentwicklung?
3. Läßt sich durch eine frühe Testosterontherapie die Gesangsentwicklung verkürzen? Wie beeinflussen künstliche Testosterongaben die Gesangs- und Gehirnentwicklung?

Domestizierte Kanarienvögel und Zebrafinken liefern wichtige Modelle für das Verständnis der Wechselwirkungen zwischen den Steroidhormonen, der Gehirn- und der Verhaltensdifferenzierung (z. B. NOTTEBOHM 1984, KONISHI 1985, PRÖVE 1978, 1985, WEICHEL et al. 1986). Während für den Zebrafinken sehr eingehende Analysen über den zeitlichen Verlauf des Gesangslernens (IMMELMANN 1969, SOSSINKA et al. 1975, SLATER et al. 1988) und der Gehirndifferenzierung (HERRMANN & BISCHOF 1986) vorliegen, fehlen entsprechende Untersuchungen für den Kanarienvogel weitgehend. Im Unterschied zu Zebrafinken, bei denen die endgültige Gehirn- und Gesangsausformung innerhalb weniger Wochen bis zum 80. Lebensstag weitgehend abgeschlossen ist, kann der Kanarienvogel selbst als mehrjähriger Vogel noch neue Gesangsstrukturen lernen (POULSEN 1959). Die außergewöhnliche über die Jugendentwicklung hinaus weiterbestehende akustische Lernfähigkeit wird mit einer einmaligen Plastizität der vokalmotorischen Zentren in Zusammenhang gebracht (z. B. NOTTEBOHM 1984).

Kriterien für die neuronale Plastizität bilden drastische Veränderungen in der Größe der akustischen Zentren im Vorderhirn (z. B. Hyperstriatum ventrale, pars caudale = HVc) (NOTTEBOHM 1981, NOTTEBOHM & ARNOLD 1976, GAHR 1990, GAHR et al. 1987). Beim Zebrafinken wurde zusätzlich noch der Ausbildungsgrad der Myelinscheiden ermittelt (HERRMANN & BISCHOF 1986). Durch diese – erst während der Jugendentwicklung erfolgende – Umhüllung wird eine viel raschere Signalübermittlung (saltatorische Erregungsleitung) erlangt.

Beim Kanarienvogel verläuft die Gesangsentwicklung über hochvariable Lautmuster („subsong“) zu immer stärker auf die Strophennorm kanalisierten Lautabfolgen (Abb. 1 in WEICHEL et al. 1986). Die Ausformung zum „Gesang der Fortpflanzungszeit“ wird erst zwischen dem 250.–300. Lebensstag erreicht (WEICHEL et al. 1986, ALVAREZ-BUYLLA et al. 1988).

Einen zentralen Aspekt bildet die Frage, ob die gesanglichen Übergänge an neuronale Differenzierungsschritte gekoppelt sind: Die Gesangsentwicklung wird regelmäßig in eine sensorische und in eine sensomotorische Phase unterteilt (KONISHI & NOTTEBOHM 1969, MARLER 1987 et al.). In einer frühen (sensorischen) Phase werden Laute von Artgenossen gehört und im Gedächtnis abgespeichert, ohne daß der Vogel das Gelernte zu diesem Zeitpunkt je singt. Erst später – in der „sensomotorischen Phase“ – gleicht der Vogel nun seine Laute an die zuvor im Gehirn gespeicherten Vorbilder (template) an. Für den eingehend untersuchten Zebrafinken und für *Melospiza melodia* und *Melospiza georgiana* wird postuliert (MARLER & PETERS 1987, 1988), daß Lautlernen (acquisition, sensory phase) und das später erfolgende Singen erlernter Laute (sensory-motor-phase) zwei gut abgrenzbare Phasen darstellen. Außerdem wird diskutiert, daß die Gedächtnisbildung und das Singen unterschiedlich von Steroidhormonen kontrolliert sind (MARLER et al. 1987). Bei *Melospiza georgiana* erfolgt die Gedächtnisbildung während der frühen Jugendentwicklung. Während dieser Zeit erhöht sich auch die Anzahl der Neurone in den gesangskontrollierenden Arealen. Die sehr früh abgespeicherten Laute werden erst später in Gesangsmuster umgesetzt; zu diesem Zeitpunkt ist dann die Neuronenvermehrung abgeschlossen (NORDEEN et al. im Druck).

Zeitliche Korrelationen müssen jedoch nicht beinhalten, daß die Gedächtnisbildung sich ursächlich mit der neuronalen Differenzierung verknüpft. Es besteht die Möglichkeit, daß die neuronalen Voraussetzungen für das Singen von erlernten Lauten bereits während der „sensorischen Phase“ erfüllt sind. Es fehlten lediglich die für die Aktivierung der Programme notwendigen inneren Faktoren. Bei dieser alternativen Denkvorstellung könnten die sensorische

Lautspeicherung und ihre Umsetzung in motorische Programme sehr wohl zeitlich und funktionell miteinander gekoppelt sein. Um zu prüfen, ob die neuronalen Schaltkreise bereits früher ausgebildet sind, erhöhten wir während der frühen Lebensabschnitte den Testosteronspiegel und beobachteten die Auswirkungen auf den Gesang.

2. Material und Methode

2.1. Versuchstiere, Vorspiel von Tonbandgesang und Aufnahmebedingungen

Alle Kanarienvögel stammten aus der Zucht der Universität Kaiserslautern. Ihre Gesangsausprägung, die ontogenetische Entwicklung und ihre peripheren Steroidmuster während der Entwicklung sind bereits eingehend dokumentiert (z. B. WEICHEL et al. 1986). Um abzuklären, ob sensible Phasen ausgebildet sind, wurden 7 ♂ in schallisolierten Kammern von weiblichen Kanarienvögeln aufgezogen, während sie von singenden Artgenossen getrennt waren. Am 30. Lebenstag wurde durch Laparatomie das Geschlecht bestimmt. In fünf Schallkammern wurde je ein Paar Kanarienvögel (je ein ♂ und ein ♀ vom 30. bis 400. Lebenstag gehalten. In einer weiteren Kammer wurden 2 ♂ entsprechend dem Zeitplan der vorherigen Gruppe untergebracht.

Alle Tiere konnten nach dem Versuchsplan (Abb. 2) drei verschiedene Vorspielbänder hören. Auf jedem Band waren 15 Strophen Kanariengesang aufgezeichnet. Das erste Band bestand aus 14, das zweite aus 18 und das dritte aus 12 verschiedenen Silbentypen (Abb. 1). Das dritte Vorspiel bildete eine Gesangsaufnahme von einem amerikanischen Kanarienvogel von Prof. НОТТЕВОИМ, Millbrook.

Um zu klären, ob junge Kanarienvögel auch unter Testosteroneinfluß (siehe S. 294 und Abb. 2) von Vorspielbändern kopieren, wurden weitere 6 ♂ in schallisolierten Kammern aufgezogen. Sie konnten das Vorspiel vom 15. bis 50. Lebenstag hören. Am 60. Lebenstag erfolgte die Testosteronbehandlung. Das 2. Vorspiel, mit neuen Gesangsvorbildern, konnten sie vom 70.–80. Lebenstag hören. Während diesem Zeitraum war ihr Plasmatestosteronspiegel stark erhöht.

Es wurde täglich mit einem Uher-Report-L-Gerät vorgespielt. Die Lautstärke betrug 60 dB.

2.2. Gesangsaufnahmen und Auswertungsmethoden

Während der Jugendentwicklung wurden in wöchentlichen Intervallen die Gesänge der Jungvögel aufgezeichnet. Von jeder längeren Aufzeichnung (siehe Tab. 1) wurden 100–300 Laute auf ihre Ähnlichkeit zu den Lauten der Tonbandvorspiele geprüft. Diese Auswertung erfolgte mit Hilfe des Real-time-analyzers am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen. Die Analyse der Übereinstimmung in den Feinstrukturen der Laute erfolgte am Sonographen 60 61.

2.3. Die künstlichen Veränderungen des Testosterontiters

Um zu klären, ob eine künstliche Erhöhung des Testosteronspiegels den zeitlichen Ablauf der Gesangsentwicklung verändert, wurden am 60. Lebenstag in zehn Kanarienvögeln Silastikschläuche (6 mm) mit kristallinem Testosteronpropionat implantiert. Die Implantate wurden in 14tägigen Abständen erneuert. Am 70. Lebenstag betrug die Testosteronkonzentrationen im Plasma zwischen 2000–16000 pg/ml (NOLL & GÜTTINGER 1987). Diese Werte entsprechen den Messungen bei ♂ während der Fortpflanzungszeit. Diese Implantate wurden am 105. Lebenstag wieder entfernt. Das Gesangsverhalten wurde noch bis zum 150. Lebenstag verfolgt. Es wurde geprüft, ob Testosteron eine irreversible Gesangsausformung bedingt. Für die neuroanatomischen Untersuchungen wurde bei 5 ♂ entsprechend der vorher beschriebenen Vorgehensweise Testosteron am 60. Lebenstag implantiert. Die Gehirnentnahme für die histologischen Untersuchungen erfolgte am 90. Lebenstag.

2.4. Histologische Untersuchungsmethoden

Die Beziehungen zwischen Gehirn und Verhalten wurden an folgenden Gehirnstadien analysiert: 15., 20., 30., 60., 100., 150., 360. (unter Fortpflanzungsbedingungen) und 540. Lebenstag (sexuelle Ruhephase, Herbst). Die Stichprobengröße betrug für jedes Stadium mindestens 3 ♂ und 3 ♀. Als Grundfärbung wurde die Thioninfärbung (= Nissl-Färbung) gewählt. Die Myelinfasern wurden nach GALLYAS (1979) dar-

gestellt. Mit dieser Silberfärbung werden Myelinscheiden und Erythrozyten schwarz gefärbt, während der Hintergrund hellbraun bleibt. Auch feinste Fasernetze werden mit dieser Färbung sichtbar. Die Myelindichte wurde in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. R. Bock, Lehrbereich Theoretische Medizin an der Universität des Saarlandes, in Homburg mit Hilfe eines „Contron-Image-Processing Systems“ bestimmt. Wir danken Herrn Prof. Bock für diese und für zahlreiche weitere theoretische und praktische Hilfestellungen.

Die hier angewandten immunohistochemischen Methoden für die Darstellung von Östrogenrezeptoren an den Neuronen und für die Umgrenzung von Hirngebieten wurden in unserem Labor entwickelt (GAHR et al. 1987). Es wird ein monoklonaler Antikörper, H 222 Spy (Abbott Lab., Chicago) gegen Östrogenrezeptoren aus menschlichen Mammakarzinomen eingesetzt.

3. Ergebnisse

3.1. Das Kopieren von Vorspielbändern

a) Allgemeines zur Artnorm und dem individuellen Lernen von Lauten

Individuelles Lernen und strenge Artnorm sind beim Kanarienvogel zwei nebeneinander verwirklichte Prinzipien: Die den Lauten übergeordnete Strophe ist weitgehend genetisch festgelegt, während die Feinstrukturen der Einzellaute für Lernprozesse offen sind (GÜTTINGER et al. 1978, GÜTTINGER 1985). Die Beurteilung der ontogenetischen Entwicklungsstadien basiert auf der Strophenausprägung zur Fortpflanzungszeit. Bei allen uns bekannten Gesängen sind folgende Regeln erkennbar: Die Laute – auch Silben genannt – werden mehrmals wiederholt (Abb. 1), bevor der Vogel zur nächsten Lautgruppe wechselt. Diese streng rhythmischen Wiederholungen werden von den Züchtern „Touren“ genannt und bilden das Gerüst der Strophe.

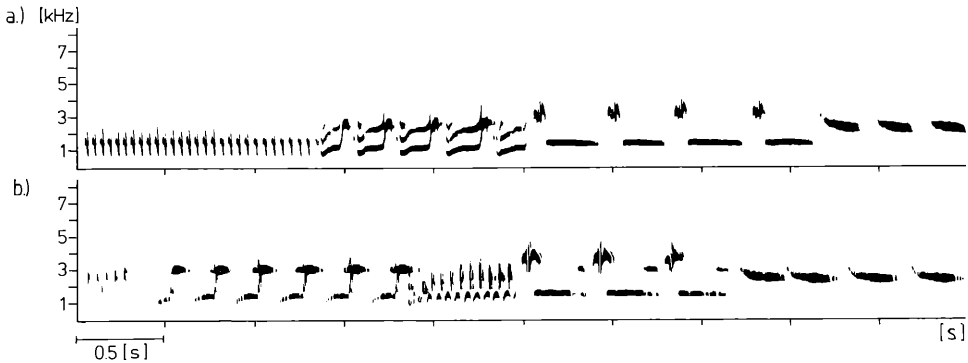


Abb. 1: Beispiele für vom Vorspielband gelernte Gesangsausschnitte: obere Zeile: Vorspielband 3. Zweite Zeile: Von diesem Vorspiel kopierter Gesangsausschnitt.

Fig. 1: Accuracy of copying syllables from tutor tapes. First line: Segment of tutor tape 3. Second line: copies of the song segment of tutor tape by male 1.

Aufgrund der Feinstruktur im Sonogramm, aber auch mit Hilfe des Gehöreindruckes können wir verschiedene Touren bzw. Silben unterscheiden. Nacheinander folgende Strophen enthalten oft unterschiedliche Laute (GÜTTINGER 1985). Das individuelle Repertoire umfaßt 30–40 Silbentypen (MARLER & WASER 1977). Die verschiedenen Silbentypen unterscheiden sich in den Feinstrukturen. Diese den Klangcharakter bestimmenden Einzelheiten werden oft von Artgenossen kopiert (WASER & MARLER 1977; vgl. Abb. 4 in GÜTTINGER 1979) oder bilden sich auch ohne erkennbare Vorbilder aus (= Improvisation). Kanarienvögel, die sich nicht hörten, entwickeln kaum identische Feinstrukturen. Wir bewerten deshalb identische Lautausprägungen zwischen dem Tonbandvorspiel und den Versuchsvögeln als Kopien (s. Abb. 1).

Die Kategorisierung der Gesangsstadien erfolgt nach strukturellen Gesichtspunkten: Im frühen Jugendgesang – auch subsong genannt – sind weder die Regeln für eine Strophengliederung, noch wiederkehrende Silbentypen erkennbar. Infolge ihrer variablen Ausbildung werden diese Laute als amorphe Laute bezeichnet. Der Anteil der amorphen Laute am Strophenaufbau bildet ein Kriterium für die Bestimmung des Entwicklungsstadiums (s. auch Abb. 3a). Im 2. Entwicklungsstadium – plastischer Gesang genannt (s. Abb. 2) – werden die Regeln der Strophe allmählich erkennbar, und es treten wiederkehrende Silbentypen auf. Erst bei diesem Stadium können wir beurteilen, ob ein Vogel vom Tonband gelernt hatte.

b) Gibt es eine sensible Periode für das Lernen?

Begründung des Zeitplans für die Vorspielversuche (s. Abb. 2). Wird der Zeitpunkt für das akustische Lernen durch Entwicklungsschritte in der Gehirndifferenzierung und durch die aktivierende Wirkung von Hormonen ausgelöst? Bei *Melospiza georgiana* fällt die akustische Gedächtnisbildung mit einer Erhöhung der Östradiolkonzentration zusammen. Diese Veränderung könnte die Aufmerksamkeit gegenüber auditorischen und visuellen Reizen erhöhen und so die Motivation, einen gehörten Gesang im Gedächtnis abzuspeichern, verstärken (MARLER et al. 1987). Für die Umsetzung des Gedächtnisses in motorische Programme dagegen scheint Testosteron wichtig. Völlig ungeklärt ist bisher, ob Testosteron für das Singen während der frühen Gesangsphasen von Bedeutung ist.

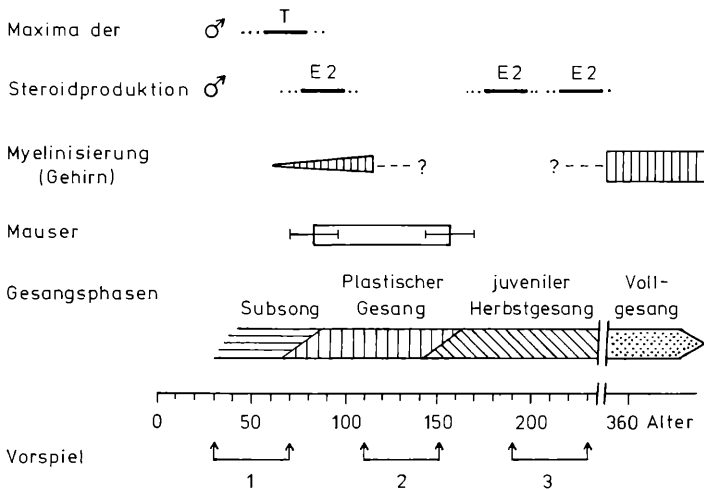


Abb. 2: Beziehungen zwischen dem Zeitplan für die Vorspielexperimente, den ontogenetischen Steroidmustern und dem Zeitplan der Gehirndifferenzierung. (Man beachte: Während des 2. Vorspiels ist der Östradiolspiegel niedrig, dagegen während des 3. stark erhöht.)

Fig. 2: The relation of elevated steroid phases and the developmental stages in the songs of canaries during the three tutor tape coincided with a period of very low titers of estradiol, whereas the third tutor session coincided with a very high phase.

Um zu prüfen, ob eine Vogelart bevorzugt während zeitlich eingegrenzten Lebensabschnitten lernt, werden Tonbandvorspiele mit zeitlich wechselnden Gesangsprogrammen eingesetzt (KROODSMA & PICKERT 1980, 1984; MARLER & PETERS 1987, 1988). Für die Wahl unseres Zeitplans wurden folgende Aspekte berücksichtigt: Das 1. Vorspiel, vom 30.–70. Lebensstag, umfaßt einen Lebensabschnitt mit hochvariablen Lauten. Diese können keinem Silbentyp

zugeordnet werden. Es gilt somit in späteren Lebensabschnitten zu klären, inwieweit bereits zu diesem Zeitpunkt Lauteindrücke in allen Detailstrukturen abgespeichert werden.

Gegen das Ende der 1. Vorspielperiode ist das HVC (s. Abb. 5) im histologischen Schnitt (Nissl-Darstellung, siehe S. 296) erkennbar. Es gilt zu klären, inwieweit Kanarienvögel bereits in diesem Stadium für gehörte Laute ein Gedächtnis bilden.

Weiter wollen wir klären, ob auch beim Kanarienvogel, wie bei *Melospiza georgiana*, eine enge Beziehung zwischen der akustischen Gedächtnisbildung und einem drastisch erhöhten Östradiolspiegel besteht: das 2. und 3. Vorspiel in Entwicklungsabschnitten mit extrem unterschiedlichen Östradiolspiegeln (2. Vorspiel: sehr niedrig; 3. Vorspiel: extrem hoch, WEICHEL et al. 1986). Falls der Östradiolspiegel das Lernverhalten beeinflusst, erwarten wir, daß die Kopierleistungen der beiden Vorspielperioden sich deutlich unterscheiden.

c) Zu welchem Zeitpunkt wurde gelernt?

Die Bestimmung der Repertoireanteile der drei nacheinander gehörten Vorspielbänder (Tab. 1, Abb. 3), wurde durch die Tatsache erschwert, daß sich die Lautzusammensetzung desselben Vogels rasch verändert: Innerhalb weniger Tage werden stereotyp in jeder Strophe auftretende

Tab. 1: Anzahl der von den Vorspielbändern kopierten Laute im Verlauf der Ontogenese.
Table 1: Amount of syllable types copies from tutor tapes.

♂ Nr.	Lebensalter in Tagen	von Vorspiel I	von Vorspiel II	von Vorspiel III	Anzahl der ana- lysierten Laute
1	136	—	10	—	283
	141	—	9	—	104
	148	—	8	—	134
	162	—	10	—	139
	218	—	10	—	60
	230	—	6	9	74
	250	—	9	8	110
	298	—	4	9	34
299	—	5	9	284	
2	231	2	9	2	212
	251	—	9	8	147
	350	6	5	10	309
3	255	—	—	9	43
	256	9	—	11	84
4	289	1	2	10	121
5	298	1	10	7	145
6	146	—	9	—	95
	253	—	3	—	66
	299	—	3	—	121
7	146	—	5	—	123
	158	2	7	—	151
	182	2	7	—	116
	252	—	2	—	40
	299	—	4	—	217

Laute seltener oder verschwinden völlig, während gleichzeitig auch neue Lauttypen auftreten. Besonders drastisch waren die Verschiebungen in der Lautzusammensetzung nach dem Beginn einer neuen Vorspielperiode (Abb. 2 in GÜTTINGER et al. 1988): Wie das eingehend dokumentierte ♂, sangen alle beobachteten Vögel wenige Tage nach dem Beginn eines neuen „Lehrbandes“ neu kopierte Lautmuster. Gleichzeitig verschwanden aber auch Repertoirebestandteile, die in früheren Gesangsaufnahmen dominierten. So lernte ♂ 1 vom 3. Vorspiel zehn neue Silbentypen, während es nach und nach acht bisher regelmäßig gesungene Silbentypen aufgab. Ob ein Lauttyp über längere Zeitspannen im Repertoire erhalten bleibt, steht somit kaum mit seinem aktuellen Anteil am Gesang in Beziehung.

Tab. 1 zeigt eine Übersicht über die während der Jugendentwicklung gesungenen Lautkopien. Alle untersuchten Kanarien-♂ sangen von den Lehrbändern kopierte Laute. Die ♂ übernahmen zwischen 9–20 verschiedene Silbentypen von den Vorspielbändern. In der Kopiergenauigkeit traten individuelle Unterschiede auf (Abb. 3, in GÜTTINGER et al. 1988).

Für die Frage nach den sensiblen Phasen und den Beziehungen zwischen den Plasmasteroidmustern und den Lernphasen ist der Vergleich des Lautanteils der drei Lehrbänder aufschlußreich: Vom 1. Vorspiel (30.–70. Lebenstag) wurden insgesamt 19 und von dem 2. und Vorspiel jeweils 47mal Lauttypen kopiert (Tab. 1).

Das Lernen vom ersten Vorspiel erbrachte einen weiteren Nachweis, daß Vögel die Feinstrukturen von Lauten bereits im Gedächtnis speichern, obwohl sie diese Laute noch nicht singen. Falls die peripheren Östradioltiter das Lernverhalten fördern (MARLER et al. 1988), hätten wir nur einen Lernschwerpunkt zwischen dem 190.–230. Lebenstag zu erwarten (vgl. Abb. 2). Diese Annahme erwies sich als falsch. Die ♂ kopierten die gleiche Anzahl (47) sowohl vom 2. als auch von dem 3. Vorspiel. Eine Beeinflussung des Lernverhaltens durch erniedrigte oder erhöhte Östradiolspiegel ist somit mit unseren Daten nicht nachzuweisen.

d) Ontogenetische Veränderungen in den Repertoireanteilen (Abb. 3)

Neben den von den Lehrbändern kopierten Lauten wurden noch folgende Lautklassen unterschieden: Amorphe Laute und „Improvisationen“. Amorphe Laute zeigen eine große Variabilität in ihrer Feinstruktur. Regelmäßig treten meist sprunghaft verlaufende Erhöhungen bzw. Absenkungen in der Tonhöhe auf. Diese Laute können nicht in eine wiederkehrende Silbentypenklasse eingeordnet werden.

„Improvisationen“ weisen keine Übereinstimmung in den Detailstrukturen zu den Lauten der Lehrbänder auf. Sie zeigen aber in den Grundmustern (GÜTTINGER 1985) und in ihrer Klangfarbe erstaunliche Übereinstimmungen mit den bei Kanarien weitverbreiteten Lauten. Da für zahlreiche Einzelfälle belegt ist, daß sich diese Laute allmählich aus amorphen Lauten entwickelten, nennen wir diese Lautgruppe bei unseren in Schallisolation aufgezogenen ♂ „Improvisationen“.

Die Dynamik und Flexibilität der Gesangsentwicklung wird anhand der Veränderungen in den Repertoireanteilen (Abb. 3) sehr deutlich: Hohe Anteile an amorphen Lauten kennzeichnen die frühen Stadien der Gesangsentwicklung. Im allgemeinen fällt ihr Anteil mit zunehmendem Alter ab. Hervorzuheben ist, daß die Festlegung auf eine wiederkehrende Feinstruktur nicht bei allen Lauttypen des Repertoires gleichzeitig erfolgte: Es gab Lauttypen, die sehr früh eine hohe Formkonstanz erlangten, während gleichzeitig darauffolgende Laute mit wechselndem Tonhöhenverlauf erklangen (Beispiel: siehe Abb. 4). Mit zunehmendem Alter wurden die vom 3. Lehrband kopierten Laute immer seltener, während gleichzeitig die nicht mit Vorbildern übereinstimmenden Laute (Improvisationen) immer stärker dominierten.

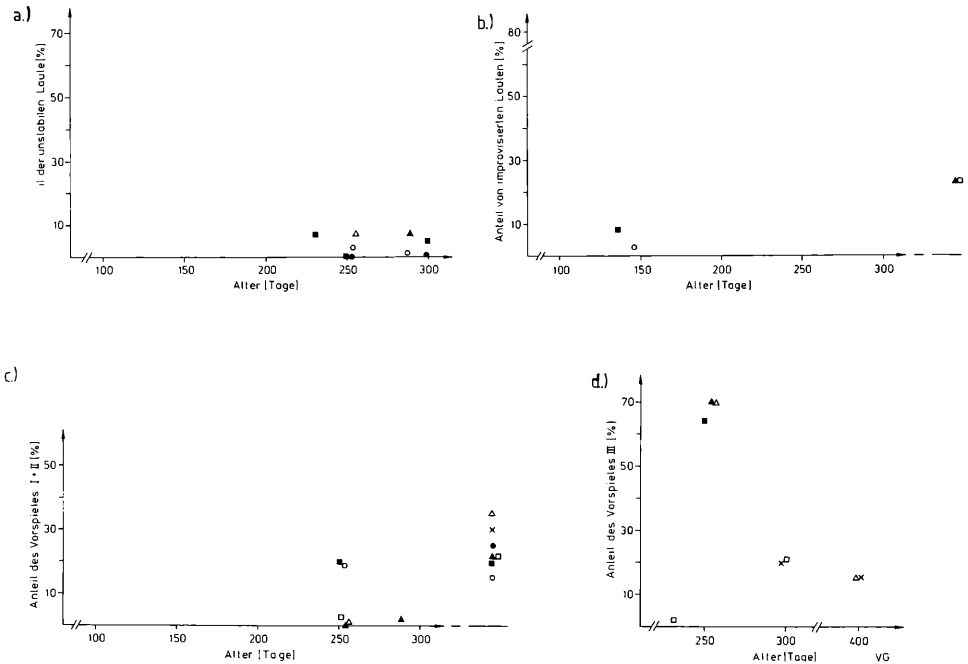


Abb. 3: Ontogenetische Veränderungen im Gesangsaufbau. a = amorphe Laute (siehe Seite 291). b = Anteil der selbständig – ohne erkennbare Vorbilder – entwickelten Laute. c = Anteile der Lautkopien vom 1. und 2. Vorspiel. d = Anteil der Lautkopien vom 3. Vorspielband.

Fig. 3: Ontogenetic changes of the repertoire structures. a) Amount of syllables, which we could not classify to syllable types (= amorphic syllables) with high range of variation. b) Number of syllable types, we could not classify as copied syllables. We have evidence that they were developed independently from the tutor tapes. Therefore we call them improvisations. c) Number of copies from tutor tape 1 and 2. d) Number of copies from tutor tape 3. Note the following trends:

1. Amorphic syllables are getting rarer as development proceeds.
2. The repertoire structure was highly altered by hearing the third tutor tape at day 220. However, many of those syllable types were rejected later, when the third tutor session was finished.
3. All 7 males developed syllable types (improvisations), which did not correspond to those heard on the tutor tapes. These syllables of canaries, raised in acoustic isolation, have tonal qualities, which are similar to those of the canaries raised normally.

3.2. Die Beeinflussung der Gesangsentwicklung durch künstliche Testosterongaben

Es wurde abgeklärt, ob die neuronalen Grundlagen für den Adultgesang bereits zu einem frühen Zeitpunkt, zu dem der Vogel nur ungliederte Lautfolgen singt, ausgereift vorliegen. Am 60. Lebenstag erfolgte eine Testosteronbehandlung: Bereits am 64. Tag unterschied sich der Gesang der behandelten Vögel drastisch von demjenigen der Kontrollgruppe (Abb. 4). Ein Teil des Repertoires hatte innerhalb von vier Tagen eine hohe Stabilität erlangt. Es traten jedoch auch noch Silbentypen mit hochvariablen Feinstrukturen auf. Die Repertoiregröße umfaßte 20–30 verschiedene Silbentypen. Zwischen dem 80.–100. Lebenstag verschwanden die variablen Laute weitgehend. Dieser künstlich beeinflusste Gesang war auch in der Tourendauer –

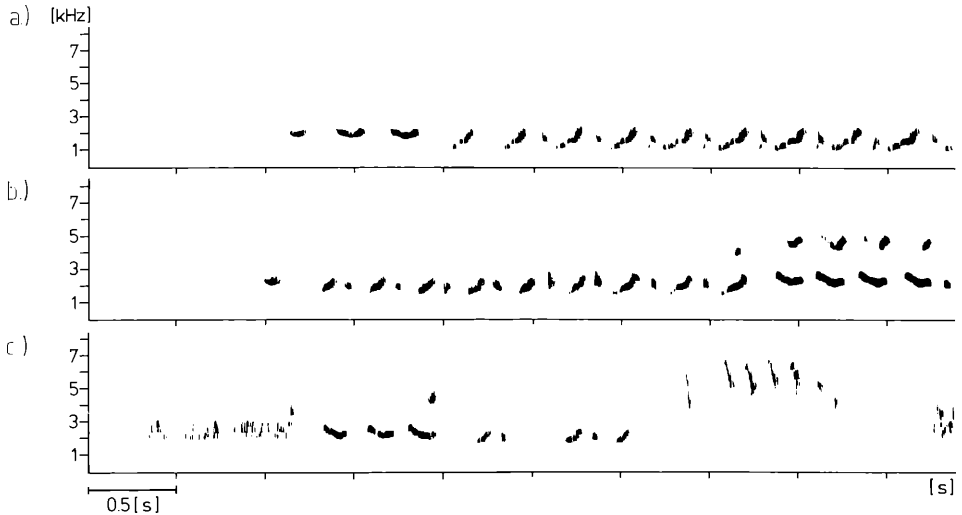


Abb. 4: Der Einfluß der Testosterontherapie am 60. Lebenstag auf die Gesangsqualität des Jungvogels.

a) Gesangsstrophe des Vaters. b) und c) Gesangsausschnitt des Jungvogels am 67. Lebenstag. Man beachte: Es treten sowohl gute Lautkopien wie auch noch variable Laute auf.

Fig. 4: The influence of testosterone therapy at day 60 on the song quality.

a) song of the tutor (father). b) and c) songs of the testosterone treated juvenile recorded at the age of 67 days. b) exact copies of the microstructure of the syllable types from the tutor. The syllabic structure already indicated high stability. c) variable syllabic pattern.

zur Fortpflanzungszeit singen Kanarienvögel längere Lautwiederholungen (HEID et al. 1985) – weitgehend mit dem Adultgesang vergleichbar.

Speichern nun 60 Tage alte Kanarienvögel auch gehörte Laute im Gedächtnis? 6 ♂ zogen wir einzeln unter kontrollierten akustischen Bedingungen auf. 4 ♂ konnten bis zum 60. Lebenstag ihren Vater beim Singen beobachten. Dann trennten wir sie und verabreichten eine Testosterontherapie: Der Gesang zeigte, daß bereits um den 60. Lebenstag Laute im Gedächtnis abgespeichert werden können (Abb. 4). Die Repertoireübereinstimmung betraf jedoch ausnahmslos nur wenige Silbentypen, z. B. 4 von insgesamt 24 Typen. Daneben sangen diese Vögel auch zahlreiche Laute, die keine Andeutungen zu den speziellen Feinstrukturen des Lautrepertoires des Vaters erkennen ließen.

Die letzte Versuchsgruppe – Testosteronbehandlung am 60. Lebenstag und Vorspiel zwischen dem 70. und 80. Lebenstag – zeigte, daß ein erhöhter Plasmatestosteronspiegel das Kopieren von neuen Lauten nicht sofort blockierte.

Die Wirkung des Testosterons war in allen Fällen reversibel. 5–7 Tage nach der Explantation der mit Testosteron gefüllten Schläuche zeigte die Silbenmorphologie wieder erneut – entsprechend der natürlichen Gesangsentwicklung – einen stark verbreiterten Variationsspielraum.

3.3. Die Gehirnentwicklung

a) Die normale Entwicklung der vokalmotorischen Zentren

НОТТЕВОИМ und Mitarbeiter (Zusammenfassung 1984) haben die Beziehung zwischen den gut umgrenzbaren vokalmotorischen Arealen im Gehirn und dem Gesang analysiert: Das neuro-

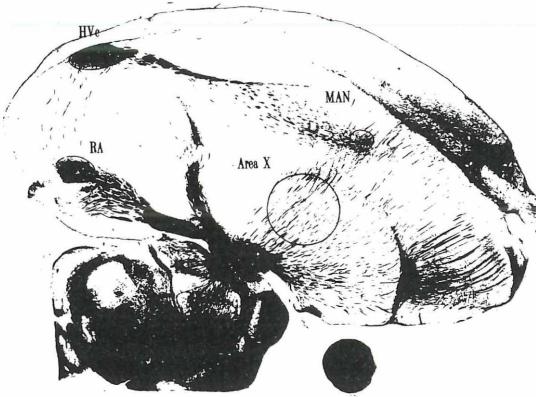


Abb. 5: Längsschnitt durch das Gehirn eines adulten männlichen Kanarienvogels. In der Silberfärbung (Gallyas) werden die Myelinscheiden der Nervenfasern dunkel angefärbt. Die vokalmotorischen Zentren (z.B. HVC und RA) weisen ein dichtes Gitternetz von myelinisierten Fasern auf.

Fig. 5: The brain of an adult male canary (longitudinal section). The myelin is stained by silver (Gallyas-staining). The areas of vocal control (HVC and RA) are characterized by high density of myelin fibers.

nale Kontrollsystem umfaßt zahlreiche vom übrigen Gehirngewebe gut abgrenzbare Areale (s. Abb. 5). Bekannt ist vor allem das Hyperstriatum ventrale, pars caudale (HVC abgekürzt), das im Dach des Vorderhirns liegt. Von diesem Zentrum führt eine efferente Bahn über den Nucleus robustus archistriatalis (RA) und den dorsomedialen Teil des Nucleus intercollicularis zum tracheosyringalen Teil des 12. Gehirnnerven, welcher die Syrinx innerviert. HVC und RA zeigen – wie auch andere gesangskontrollierende Zentren – einen ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus: Sie sind in der Nissl-Färbung beim ♂ deutlich größer (NOTTEBOHM & ARNOLD 1976, GAHR 1990). Diese Eigenschaften bilden eine ausgezeichnete Voraussetzung für die Analyse des Wechselspiels zwischen Gehirn und Verhalten während der Jugendentwicklung. Im Zusammenhang mit den neuronalen Grundlagen für die Lernvorgänge und den ontogenetischen Wechsel von unterschiedlichen Gesangsformen gilt zu klären, welchen Differenzierungsgrad die neuronalen Zentren an wichtigen Zeitpunkten aufweisen. NOTTEBOHM (1981) hat aufgrund von Nissl-Färbung die Entwicklung und die jahresperiodischen Veränderungen des HVC ermittelt. Sein Volumen hat bei männlichen Vögeln während der Fortpflanzungszeit seine größte Ausdehnung. Am 60. Lebensstag erreichen die abgrenzbaren Bereiche ungefähr ein Drittel des Adultvolumens. Diese morphologischen Messungen an einer amerikanischen Zuchtlinie wurden durch unsere Befunde (Tab. 2) bestätigt.

Tab. 2: Individuelle Variabilität des abgrenzbaren Volumens [in mm³] des HVC (Nissl-Färbung) bei Kanarienvögeln [pro Versuchsgruppe je 3 Tiere].

Table 2: Individual variation of the volume of the HVC (Nissl-staining) in canaries. Three individuals in each group.

♂ / Frühjahr male / spring	0.30	0.81	0.56
♂ / Herbst male / autumn	0.80	0.41	0.38
♀ / Frühjahr female / spring	0.14	0.08	0.16
♀ / Herbst female / autumn	0.25	0.18	0.19

Ähnlich wie bei der amerikanischen Zuchtlinie „Millbrook“, zeichnet sich auch für unsere Vögel eine Tendenz ab, daß beim ♂ in Fortpflanzungsbereitschaft größere Areale als im Herbst abgrenzbar sind. Bei den von uns untersuchten ♂ waren im Frühjahr die Areale etwa viermal so groß wie bei den ♀.

Erst durch die Umhüllung einer Myelinscheide erhalten die Neurone ihre Fähigkeit zur raschen Erregungsleitung. Der ontogenetische Zeitraum der Myelinscheidenbildung bildet somit ein funktionelles Kriterium für den Differenzierungsgrad. Die Hirnregionen zeigen zeitlich versetzte Myelinisierungsmuster. Beim eingehend untersuchten Zebrafinken beginnt die Markscheidenbildung im visuellen System um den 10. Lebenstag und ist bereits am 40. Lebenstag abgeschlossen (HERRMANN & BISCHOFF 1986).

Im vokalmotorischen Zeitraum HVc dagegen wird diese Entwicklungsstufe erst gegen den 100. Lebenstag erreicht. Beim Kanarienvogel ist durch eine Silberfärbung (Gallyas) im Bereich der Regionen HVc und RA ein ähnlich großes Areal wie durch die Nissl-Darstellung abgrenzbar (Abb. 5). Die Fasern erreichen in diesem Areal eine 5–6mal höhere Dichte als im umliegenden Gewebe. Diese Nervenfasern sind im histologischen Schnitt als gitterartiges Netzwerk erkennbar. Bei den von uns untersuchten Kanarien- σ waren mit der Silberfärbung noch keine Fasern im HVc am 15. Lebenstag anfärbbar. Dagegen waren am 60. Lebenstag, verglichen mit den geschlechtsreifen σ , ungefähr die Hälfte der Fasern zu erkennen (Tab. 3).

Tab. 3: Myelinisierungsgrad des HVc (in % myelinisierte Fläche/Gesamtfläche) bei je 3 Kanarienvögeln.

Table 3: Degree of myelination of the HVc [in percentage of the area] in three individuals.

/ Frühjahr male / spring	38	32	31
σ / Herbst male / autumn	26	36	34
φ / Frühjahr female / spring	31	32	34
φ / Herbst female / autumn	37	23	31
/ 60. Lebenstag male / age 60 days	14	15	15
φ / 60. Lebenstag female / age 60 days	9	7	8

Im Gegensatz zum HVc ist die Bildung der Myelinhüllen im vokalmotorischen Zentrum im RA am 60. Lebenstag weitgehend abgeschlossen. Ähnliche Verhältnisse wie im RA sind auch für den optischen Bezirk Nucleus rotundus (Rt) charakteristisch: Hier erfolgt die Scheidenbildung zwischen dem 10.–40. Lebenstag.

b) Die beschleunigte Differenzierung der vokalmotorischen Zentren unter dem Einfluß von einer Testosteronbehandlung

Es galt neuroanatomische Korrelate zur stark beschleunigten Gesangsentwicklung zu bestimmen: Der neuronale Differenzierungsgrad der HVc Region wurde mit Hilfe von Nissl- und Silberfärbungen ermittelt (Tab. 2–4). Die histologischen Auswertungen zeigen, daß auch auf anatomischer Ebene deutliche Auswirkungen einer Testosteronbehandlung erkennbar sind. Die im Nissl-Bild abgrenzbaren Bereiche sind gegenüber den unbehandelten Kontrollen deutlich größer geworden. Gleichzeitig ist auch eine Größenzunahme der einzelnen Neurone zu beobachten. In den Silberfärbungen war die Anzahl der myelinisierten Axone erhöht. Bei den testosteronbehandelten Jungvögeln erreichte der Myelinisierungsgrad jedoch in keinem Fall den Ausbildungsgrad, wie er für σ während der Fortpflanzungszeit typisch ist.

Tab. 4: Der Einfluß der Testosteronbehandlung am 60. Lebenstag auf die Abgrenzbarkeit des HVC in der Nissl-Färbung und auf die Gesangsstruktur bei männlichen Kanarienvögeln (3 Tiere pro Versuchsgruppe).

Table 4: The influence of testosterone treatment at day 60 on the volume of HVC and on song structure.

Alter [Tage] age [days]	Testosteronbehandlung Testosterone treatment	Hvc Vol./[mm ³] Hvc Vol./[mm ³]	Gesangsausprägung song structure
90	—	0.19–0.28	plastischer Gesang
90	+	0.19–0.52	Vollgesang

4. Diskussion

4.1. Gibt es in der Jugendentwicklung des Kanarienvogels Lernschwerpunkte?

Allgemein wird angenommen, daß der Zeitpunkt für das akustische Lernen weitgehend durch die Differenzierungsprozesse des Gehirns bestimmt ist. Lernen ist bevorzugt an frühe Lebensabschnitte gekoppelt. Es war deshalb überraschend, daß junge Kanarienvögel auch zu einem Zeitpunkt Laute vom Tonband lernten (zwischen dem 110. und 230. Lebenstag), zu dem die Gehirndifferenzierung bereits sehr weit fortgeschritten war. Die Kopierleistungen zeigen, daß Kanarienvögel mindestens bis zum 200. Lebenstag (bis zum Beginn des 3. Vorspiels) in der Lage waren, neue Laute zu kopieren. Ein zeitlich begrenzter Lernschwerpunkt war nicht zu erkennen.

Die hohen Repertoireanteile der kopierten Laute waren sicher sehr stark durch die speziellen Haltungsbedingungen gefördert (kein Kontakt zu singenden Artgenossen). Kanarienvögel lernen in der Zuchtkolonie von ihrem Vater, von anderen ♂ und von gleichaltrigen Jungvögeln (WASER & MARLER 1977).

4.2. Die Rolle des Testosterons für die Aktivierung der vokalmotorischen Zentren

Übereinstimmungen in den Zeitplänen der Gehirn- und Gesangsentwicklung lieferten Hinweise, daß die drastischen Gesangsveränderungen an neuronale Entwicklungsschritte gebunden sein könnten (Kanarienvogel: NOTTEBOHM 1984, ALVAREZ-BUYLLA et al. 1988; Zebrafink: HERRMANN & BISCHOF 1986; *Melospiza georgiana*: MARLER 1989). Durch eine künstliche Testosterongabe am 60. Lebenstag wurde nun beim Kanarienvogel geprüft, ob sich die Verhaltensentwicklung beschleunigen läßt. Das vokalmotorische Zentrum HVC hat in der Nissl-Färbung am 60. Lebenstag noch lange nicht seine endgültige Differenzierung erreicht.

3–4 Tage nach der Testosteronbehandlung stieg die Gesangshäufigkeit stark an und die Gesangsgliederung veränderte sich drastisch in Richtung zum Gesang der Fortpflanzungszeit. Um den 70. Lebenstag erreichte der Gesang die Stufe des Vollgesangs. Es überrascht hierbei vor allem, daß Vögel ohne längere Übungsphase in der Lage sind, im Gedächtnis gespeicherte Laute in motorische Muster umzusetzen. Die Möglichkeit, in jugendlichen Lebensabschnitten Vollgesang abrufen zu können, steht im Gegensatz zu der bisherigen Bewertung der neuroanatomischen Gehirndifferenzierung. Aufgrund der sprunghaften Beschleunigung der Gesangsentwicklung und des raschen Erreichens der Verhaltensendstufe müssen wir annehmen, daß die neuronalen Programme am 60. Lebenstag weitgehend ausdifferenziert waren und lediglich durch das Testosteron aktiviert worden sind. Die Annahme einer Aktivierung wurde durch die reversiblen Veränderungen nach der Entfernung der Testosteronimplantate bekräftigt. Die Gesangsstruktur fiel innerhalb weniger Tage in das entsprechende Altersstadium zurück.

4.3. Neuronale Korrelate zur Gesangsentwicklung

Die Möglichkeit in histologisch noch „wenig differenzierten“ Gehirnarealen unter künstlichem Testosteroneinfluß Gesänge abrufen zu können, stellt nun die Frage nach den bisherigen histologischen Bewertungskriterien: Die Einstufung der Entwicklungsstadien und die Bestimmungen der drastischen Veränderungen in den Arealvolumen erfolgte ausschließlich anhand von Nissl-Färbungen (NOTTEBOHM 1981). GAHR (1988, 1990) hatte nun mit neuen immunohistochemischen Methoden und mit retrograder Markierung die bisherigen Bestimmungen überprüft. Er konnte zeigen, daß sich die HVC-Region in der Antikörperfärbung wesentlich früher als in der Nissl-Färbung vom umliegenden Gehirngewebe abhebt: Die für die HVC-Abgrenzung wichtigen Neurone waren ab dem 20. Lebenstag lokalisierbar. Am 60. Lebenstag entsprach dieses Areal in der Antikörperfärbung weitgehend dem Areal des adulten ♂ zur Fortpflanzungszeit. In der Nissl-Färbung dagegen wird der Adultzustand erst gegen den 240. Lebenstag erreicht (NOTTEBOHM 1981, ALVAREZ-BUYLLA et al. 1988). Vergleicht man den Zeitplan der Gesangsentwicklung mit den unterschiedlichen Einstufungen der Gehirndifferenzierung, so wird deutlich, daß die Befunde der Antikörperfärbung sehr gut mit dem Zeitplan der Gesangsentwicklung übereinstimmen. Eine rasche Aktivierung der Gesangsprogramme am 70. Lebenstag ist dagegen aufgrund der Darstellung im Nissl-Bild kaum vorstellbar. So liefert der Vergleich zwischen verschiedenen neuroanatomischen Methoden und der Gesangsentwicklung Hinweise für eine Neubewertung neuroanatomischer Methoden.

5. Zusammenfassung

Die Beziehungen zwischen dem akustischen Lernen, der ontogenetischen Gehirnentwicklung und den Steroidhormonen wurden beim Kanarienvogel mit folgenden experimentellen Ansätzen analysiert:

- Vorspielversuche in verschiedenen Phasen der Jugendentwicklung
- Die Beziehung zwischen der Gesangs- und Gehirnentwicklung: Sind Verhaltensübergänge an bestimmte Stadien der Gehirnentwicklung gekoppelt?

Es ließen sich folgende allgemeinere Schlüsse ableiten:

Kanarienvögel konnten mindestens zwischen dem 30.–200. Lebenstag vom Tonbandvorspiel Laute kopieren. Innerhalb dieses Zeitraumes ließen sich keine Lernschwerpunkte erkennen.

Unter dem Einfluß von künstlichen Testosterongaben war die Gesangsentwicklung drastisch beschleunigt. Am 70. Lebenstag sangen diese ♂ einen Gesang, der weitgehend demjenigen der fortpflanzungsbereiten ♂ entsprach. Die Gesangsentwicklung spiegelt deshalb kaum den neuronalen Entwicklungszustand der vokalmotorischen Zentren wider. Im Gedächtnis gespeicherte Laute wurden ohne langfristiges Üben in motorische Muster umgesetzt.

Akustische Gedächtnisbildung war sowohl bei hohen als bei extrem niedrigen Plasmakonzentrationen für Östradiol möglich.

Zwischen den neuroanatomischen Differenzierungsvorgängen (Nissl-Darstellung der vokalmotorischen Gehirnzentren) und dem Gesangslernen waren keine zeitlichen Parallelen erkennbar.

6. Literatur

- Alvarez-Buylla, A.M. Theelen & F. Nottebohm (1988): Birth of projection neurons in the higher vocal center of the canary forebrain before, during, and after song learning. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 85: 8722–8726. * Gahr, M. (1988): Die Bedeutung von östrogensensitiven Zellen für die Morphogenese gesangskontrollierender Gehirnzentren des Kanarienvogels (*Serinus canaria*) und des Zebrafinke (*Poephila guttata*). Doktorarbeit, Universität Kaiserslautern. * Ders. (1990): The delineation of a brain nucleus: Comparison of cytochemical, hodological, and cytoarchitectural views of the song control nucleus HVs in the adult canary. *J. Comp. Neurol.* 294: 30–36. * Gahr, M., G. Flügge & H. R. Güttinger (1987): Immunocytochemical localization of estrogen-binding neurons in the songbird brain.

Brain Research 402: 173–177. * Gallyas, F. (1979): Silber staining of myelin by means of physical development. *Neurol. Res.* 1, 2: 203–209. * Güttinger, H. R. (1979): The integration of learnt and genetically programmed behaviour. *Z. Tierpsychol.* 49: 285–303. * Ders. (1985): Consequences of domestication on the song structures in the canary. *Behaviour* 94: 254–278. * Güttinger, H. R., J. Wolffgramm & F. Thimm (1978): The relationship between species specific song programs and individual learning in songbirds. *Behaviour* 65: 241–262. * Güttinger, H. R., G. Schwager, A. Pesch, P. Heid & K. Weichel (1988): Hormones and sensitive phases for song learning in the canary (*Serinus canaria*). In: H. Quillet (ed.): *Acta XIX, Congressus Internationalis Ornithologici*, Ottawa, Canada. Vol. I. University of Ottawa Press, pp. 906–914. * Heid, P., H. R. Güttinger & E. Pröve (1985): The influence of castration and testosterone replacement of the song architecture of canaries. *Z. Tierpsychol.* 69: 224–236. * Herrmann, K., & H. J. Bischof (1986): Delayed development of song control nuclei in the Zebra Finch is related to behavioral development. *J. Comp. Neurol.* 245: 167–175. * Immelmann, K., (1969): Song development in the Zebra Finch and other Estrildid Finches. In: R. A. Hinde (ed.): *Bird vocalizations*. Cambridge. * Konishi, M. (1985): *Birdsong: From Behavior to Neuron*. *Ann. Rev. Neurosci.* 8: 125–170. * Konishi, M., & F. Nottebohm (1969): Experimental studies in the ontogeny of avian vocalization. In: R. A. Hinde (ed.) *Bird Vocalizations*. Cambridge. * Kroodsma, D. E. & R. Pickert (1980): Environmentally dependent sensitive periods for avian vocal learning. *Nature* 288: 477–479. * 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. (1987): Sensitive periods and the roles of specific and general sensory stimulation in birdsong learning. In: J. P. Rauschecker & P. Marler (eds.): *Imprinting and cortical plasticity*. John Wiley & Sons, New York. * Ders. (1989): Sensory-motor interactions in song learning in birds. In: *Neural mechanisms of behavior. Proceedings of the 2nd International Congress of Neuroethology*. Thieme, Stuttgart. pp. 151–152. * Marler, P., & M. S. Waser (1977): Role of auditory feedback in canary song development. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 77: 8–16. * Marler, P., & S. Peters (1987): A sensitive period for song acquisition in the song sparrow, *Melospiza melodia*: A case of age-limited learning. *Ethology* 76: 89–100. * Marler, P., S. Peters & J. Wingfield (1987): Correlation between song acquisition, song production and plasma levels of Testosterone and Estradiol in sparrows. *J. Neurobiol.* 18: 531–548. * Marler, P., & S. Peters (1988): Sensitive periods for song acquisition from tape recordings and live tutors in swamp sparrows (*Melospiza georgiana*). *Ethology* 77: 76–84. * Marler, P., S. Peters, G. F. Ball, A. M. Jr. Dufty & J. Wingfield (1988): The role of sexsteroids in the acquisition and production of birdsong. *Nature* 336: 770–772. * Noll, D., & H. R. Güttinger (1987): Längerfristige Schwankung in den Plasmaspiegeln von Testosteron und Dihydrotestosteron unter konstanter Testosterongabe beim Kanarienvogel (*Serinus canaria*). *J. Orn.* 128: 256–257. * Nordeen, K. W., P. Marler & E. J. Nordeen (im Druck): Addition of song-related neurons in swamp sparrows coincides with memorization, not with production, of learned songs. * Nottebohm, F. (1981): A brain for all seasons: cyclical anatomical changes in song control nuclei of the canary brain. *Science* 214: 1368–1370. * Ders. (1984): Birdsong as a model in which to study brain processes related to learning. *The Condor* 86: 227–236. * Nottebohm, F., & A. Arnold (1976): Sexual dimorphism in vocal control areas of the songbird brain. *Science* 194: 211–213. * Nottebohm, F., M. E. Nottebohm, & L. Crane (1986): Developmental and seasonal changes in canary song and their relation to changes in the anatomy of song-control nuclei. *Behavioral and Neural Biology* 46: 445–471. * Poulsen, H. (1959): Song learning in the domestic canary. *Z. Tierpsychol.* 16: 173–178. * Pröve, E. (1978): Quantitative Untersuchungen zu Wechselbeziehungen zwischen Balzaktivität und Testosterontiter bei männlichen Zebrafinken (*Taeniopygia guttata castanotis*). *Z. Tierpsychol.* 48: 47–67. * Ders. (1985): Steroid hormones as a physiological basis of sexual imprinting in male zebra finches (*Taeniopygia guttata castanotis* Gould). In: B. K. Follet, S. Ishii & Chandola (eds.): *The Endocrine System and the Environment*. *Jap. Sci. Soc. Press, Tokyo/Springer-Verlag, Berlin*, pp. 235–245. * Slater, P. J. B., L. A. Eales & N. S. Clayton (1988): Song learning in Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*): Progress and Prospects. In: *Advances in the study of Behavior*, Vol. 18, 1–31. Academic Press. * Sossinka, R., E. Pröve & H. H. Kalberlah (1975): Der Einfluß von Testosteron auf den Gesangsbeginn beim Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*). *Z. Tierpsychol.* 39: 259–264. * Waser, M. S., & P. Marler (1977): Song learning in canaries. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 77: 1–7. * Weichel, K., G. Schwager, P. Heid, H. R. Güttinger & A. Pesch (1986): Sex differences in plasma steroid concentration and singing behaviour during ontogeny in canaries (*Serinus canaria*). *Ethology* 73: 281–294.

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): Güttinger Hans Rudolf, Fuchs Harald, Schwager Gaby

Artikel/Article: [Das Gesangslernen und seine Beziehung zur Gehirnentwicklung beim Kanarienvogel \(*Serinus canaria*\) 287-300](#)