Der Ornithologische Beobachter

Monatsberichte für Vogelkunde und Vogelschutz

Offizielles Organ der ALA Schweizer. Gesellschaft für Vogelkunde und Vogelschutz Organe officiel de l'ALA Société suisse pour l'étude des oiseaux et leur protection

Stimmgeographische, ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über die Mönchsmeise (Parus montanus Conrad) ¹

von WILLI THÖNEN, Bern

INHALT

I.	Die Ausgangssituation Rassengliederung der Mönchsmeise Herkunft der alpinen Population Die Stimme als systematisches Kriterium	103 103 104 107
II.	Rufe und Gesang	109 109 112
	1. Der «funktionslose Jugendgesang» 2. Der «Imponiergesang» 3. Der «Reviergesang» a) Die «normale» Gesangsform b) Die «alpine» Gesangsform c) Bedeutung des Gesangunterschiedes d) Konstanz der beiden Gesangsformen e) Vergleich mit Gesang und Rufen der Nonnenmeise f) Vergleich mit Gesang und Rufen von Parus atricapillus und carolinensis Zur Gesangsentwicklung bei aufgezogenen Vögeln	112 113 114 115 115 116 118 119 120
III.	Verbreitung der «alpinen» Gesangsform Beobachtungsmethode und Verhalten der Vögel gegenüber Gesangsattrappen Das Beobachtungsmaterial Diskussion des Verbreitungsbildes der «alpinen» Gesangsform	121 121 126 137
IV.	Okologische Fragen Brutbiotop Bruthöhlenfrage und Einfluss konkurrierender Höhlenbrüter Beziehungen zur Nonnenmeise	143 143 145 150
V.	Gedanken zur Verbreitungsgeschichte Zur Frage von Herkunft und Alter der «alpinen» Gesangsform 1. Diskussion umweltbedingter Einflüsse 2. Ist die «alpine» Gesangsform im Alpengebiet entstanden? Verbreitungsgeschichtliche Schlussfolgerungen Schlussbemerkungen	151 152 152 153 156 163

¹⁾ Die Bearbeitung des gesammelten Beobachtungsmaterials wurde ermöglicht durch einen Beitrag des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung. — Die Veröffentlichung der Arbeit hat die Schweizerische Stiftung für alpine Forschungen durch einen grosszügigen Druckkostenbeitrag erleichtert.

Zusammenfassung															164
Summary															
Zitierte Literatur .															

Die Stimme der Mönchsmeise gehört zu den charakteristischen Vogellauten der Auwälder am Neuenburgersee und ist mir von da her seit Jahren vertraut. Einen Anlass zur Vermutung, dass der Gesang — ein derart einfaches, stereotypes Tongebilde — irgendwo wesentlich von der hier gehörten Form abweichen könnte, hatte ich nie. Um so grösser war meine Überraschung, als ich 1952 erstmals meine Ferien zur Brutzeit in den Bergen, nämlich auf der Riederalp (Wallis) verbrachte und feststellen musste, dass hier die Mönchsmeisen einen Gesang hatten, der so stark von demjenigen der Neuenburgerseeggend abwich, dass ich beim ersten gehörten Sänger nicht wusste, um welche Vogelart es sich handelte, bis ich ihn sah. Nachdem ich mich vergewissert hatte, dass wirklich sämtliche Mönchsmeisen der ganzen Gegend ausschliesslich diese mir neue Gesangsform brachten und auf die Nachahmung der andern gar nicht reagierten, beschloss ich, diese auffallende Erscheinung näher zu untersuchen — freilich ohne mir voll bewusst zu sein, in welches Dickicht von Problemen ich mich hiermit begab.

Vorliegende Arbeit ist nun eine Zusammenfassung meiner bisherigen Beobachtungen und der daraus gezogenen Schlussfolgerungen. Sie stützt sich auf die Ergebnisse von etwas über 100 Exkursionen in den schweizerischen, französischen, italienischen, liechtensteinischen und vorarlbergischen Alpen, von je einer mit dem Mönchsmeisenproblem als Hauptzweck unternommenen Reise nach Jugoslawien, Finnland und in die Abruzzen (Mittel-Italien) sowie von rund 250 Exkursionen mit Mönchsmeisenbeobachtungen im Gebiet von La Sauge (Neuenburgersee). Ferner erhielt ich von zahlreichen Ornithologen des In- und Auslandes viele wertvolle Gesangsangaben, und eine weitere Anzahl solcher konnte aus der Literatur zusammengetragen werden. 1954 unternahm ich ausserdem einen Aufzuchtversuch mit jungen Alpenmeisen, um abzuklären, ob die Gesangsform angeboren ist oder nicht.

Allen, die mir beim Sammeln dieses Materials behilflich gewesen sind und auf deren namentliche Erwähnung hier aus Raumgründen verzichtet werden muss, sei an dieser Stelle nochmals herzlich gedankt. Herr C. F. LUNDEVALL (Schweden) hat mir durch Übersetzung zahlreicher Angaben aus der nordeuropäischen Literatur, Herr A. STINGELIN (Pratteln) durch seine eigens wegen der Mönchsmeisenfrage unternommene Reise nach Südbayern sehr wertvolle Hilfe geleistet. Herrn Prof. P. P. KELLOGG (Ithaca, USA) verdanke ich höchst aufschlussreiche Tonbandaufnahmen nordamerikanischer «Chickadees», und Herr Dr. G. THIELCKE (Vogelwarte Radolfzell) hatte die Freundlichkeit, durch das Zoologische Institut der Universität Freiburg i. Br. die von mir benötigten Gesangsspektrogramme herstellen zu lassen. Herr Dr. U. N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (Sempach) hat mir zahlreiche gesangliche und ökologische Angaben geliefert und auch die Unterlagen zum Buch «Die Brutvögel der Schweiz» zur Verfügung gestellt, und die Herren Dr. A. SCHIFFERLI (Sempach) und Dr. E. SUTTER (Basel) haben mich all die Jahre hindurch mit grosser Umsicht und Geduld in meiner Arbeit unterstützt und gefördert. Letzterer stand mir namentlich auch bei der Bereinigung des Manuskriptes zur Seite, und Herr und Frau Dr. M. und E. CULLEN (Oxford) fanden sich freundlicherweise bereit, die Zusammenfassung ins Englische zu übertragen. Ihnen allen gilt mein ganz besonderer Dank. Ebenso schulde ich dem Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung wie auch der Schweizerischen Stiftung für alpine Forschungen grossen Dank für die mir gewährte materielle Hilfe.

I. DIE AUSGANGSSITUATION

Rassengliederung der Mönchsmeise

Von der kontinuierlichen Variationsreihe der Mönchsmeise (Parus montanus)¹), deren gleitender Übergang von kleinen, braunen Rassen im Westen in grössere und hellere nach Osten und Norden hin zu den schönsten Beispielen geographischer Merkmalsprogression zählt, stechen die Vögel des Alpengebietes in auffallender Weise ab: sie sind etwas heller als die benachbarten Flachlandrassen, vor allem aber bedeutend grösser als diese und übertreffen in dieser Hinsicht sogar die nordische Rasse borealis. ²)

Entsprechend der für Parus montanus kennzeichnenden Neigung zur Bildung lokaler Abänderungen (JOHANSEN, 1944) zeigen diese Alpen-Mönchsmeisen auch unter sich eine gewisse geographische Variation, wobei zudem nach JOUARD (1936) die Zunahme der braunen Färbung gerade in umgekehrter Richtung verläuft. In den nördlichen Alpenrandgebieten vollzieht sich der Übergang zu den Flachlandrassen teils ziemlich abrupt (Westalpen), teils gleitend (Südbayern). Die Rassengliederung unseres Vogels hat daher begreiflicherweise viel Anlass zur Diskussion gegeben und ist auch heute besonders im Alpengebiet noch ungenügend abgeklärt, obwohl sie gerade hier besonders eingehend untersucht wurde (STRESE-MANN & SACHTLEBEN, 1920; JOUARD, 1936, 1941). Leider ist mit dem Tode JOUARDs die weitere Forschung in dieser Richtung vorzeitig erlahmt, so dass speziell in der Schweiz manche Frage offengeblieben ist. In der schweizerischen Artenliste von MEYLAN & HALLER (1951) werden in Anlehnung an JOUARD die Rassen montanus (Alpen östlich Gotthardmassiv), jouardi (Alpen westlich Gotthard), alpestris (Jura) und rhenanus (Juraseen und Umgebung von Basel) erwähnt, nicht aber salicarius, und die Rassenzugehörigkeit der Mönchsmeisen gewisser Alpentalsohlen sowie des Napfgebietes wird ausdrücklich als noch ungewiss bezeichnet. Sehr gut untersucht sind dagegen die Verhältnisse in Südbayern. STRESEMANN & SACHTLEBEN (1920) stellten hier einen gleitenden Übergang von der Flachlandform salicarius zur Gebirgsform montanus fest und betrachten daher diese Population (submontanus) als reinblütige Zwischenform. Recht umstritten war stets die Stellung der Jura-Mönchsmeisen. HARTERT (1910) und die soeben erwähnten Autoren zählten sie zu montanus. JOUARD (1936) dagegen fand sie nicht mit dieser Rasse identisch und nannte sie alpestris, mit der Begründung, dass die terra typica (Saint-Jean-de-Couz und die Chaîne de l'Epine bei Chambéry, Savoyen) der von BAILLY (1854) unter diesem Namen beschriebenen Mönchsmeisen geologisch zum Jura und nicht zu den Alpen gehöre, weshalb paradoxerweise die Bezeichnung alpestris auf die Jura-Mönchsmeisen anzuwenden sei. Diese

¹⁾ Der früher gebräuchlich gewesene Name Parus atricapillus L. kommt nach den Regeln der Nomenklatur heute der nordamerikanischen Mönchsmeise zu, nachdem diese als eigene Art von den eurasiatischen Formen abgetrennt worden ist. Letztere tragen nunmehr den Namen Parus montanus Conrad. (Vgl. Orn. Beob. 56/1959: 70—71.)

²) Noch grösser sind die Mönchsmeisen der Karpathen und Transsylvanischen Alpen. Da mir jedoch aus diesen Gebirgen keine genauen Gesangsangaben zugänglich waren, müssen wir uns vorläufig — so gross diese störende Lücke ist — auf die Verhältnisse in den Alpen beschränken.

Ansicht wurde später von MEYLAN & HALLER (1946) und HALLER (1951) unverändert übernommen. VAURIE (1957, 1959) hingegen bezeichnet JOUARDS Aufsplitterungstendenz als verwirrend und fasst unter dem Namen montanus kurzerhand alle Mönchsmeisen des Juras und der Alpen und ihrer Vorberge in Frankreich, der Schweiz, Bayern, Österreich, Nordjugoslawien und Norditalien sowie der Gebirge Bosniens und der Herzegowina zusammen, ohne auf nähere Einzelheiten des Grenzverlaufes einzugehen oder in unserem Lande zwischen Gebirgsund Niederungspopulationen zu unterscheiden.

Unbekümmert um diese Probleme der exakten Systematik hat sich im feldornithologischen Sprachgebrauch bis heute die Gewohnheit erhalten, die Gebirgsvögel als «Alpenmeisen», alle übrigen als «Weidenmeisen» zu bezeichnen, und
zwar in voller Kenntnis ihrer gemeinsamen Artzugehörigkeit. Auch der von CORTI
(1947) als Sammelbegriff für den ganzen Rassenkreis Parus montanus eingeführte
Name «Mönchsmeise» 3) ist für die Alpenvögel häufig in «Alpenmönchsmeise»
abgewandelt worden. Die Sonderstellung der Alpenform kommt also paradoxerweise hier deutlicher zum Ausdruck als in der Nomenklatur des Systematikers,
obwohl die Möglichkeiten zur sicheren Rassenbestimmung gerade umgekehrt gelagert sind, d. h. der Feldornithologe seine Diagnose praktisch kaum je auf Grösse
oder Färbung, sondern meistens nur auf die Lage des Beobachtungsortes stützen
kann.

Herkunft der alpinen Population

Aber nicht nur die Frage der Rassengliederung, sondern auch diejenige nach der Herkunft der «Alpenmeise» und ihrer äusseren Ahnlichkeit mit der nordischen Artgenossin ist mehrfach erörtert worden. Denn es ist immerhin bemerkenswert, dass von den andern Meisenarten keine einzige eine besondere Alpenrasse aufweist, obwohl z.B. Hauben- und Tannenmeise (Parus cristatus und P. ater) im Gebirge ebenso hoch hinaufgehen wie die Mönchsmeise. 4) Aber auch unter den übrigen Vogelarten mit zwischen Alpen und Nordeuropa zusammenhängendem Verbreitungsareal weist eigentlich nur der Grosse Buntspecht (Dendrocopos major) ähnliche Verhältnisse auf, indem im Alpengebiet eine Rasse lebt, welche in Grösse, Färbung und Schnabelbau der nordischen Rasse major näher steht als der benachbarten Flachlandrasse pinetorum, mit der sie ähnlich wie die Mönchsmeise durch intermediäre Formen verbunden ist (VOOUS, 1947; VOOUS & AMANN, 1951); höchstens beim Gimpel (Pyrrhula pyrrhula) ist die Situation ähnlich gelagert (VOOUS, 1949). Da sich vorliegende Arbeit ebenfalls mit der Herkunftsfrage zu beschäftigen hat, soll hier zwecks Darlegung der heutigen Ausgangssituation kurz auf die bisher darüber geäusserten Meinungen eingegangen werden.

Die Fauna der Alpen zeigt bekanntlich insofern einen auffallenden Zusam-

³) Eigentlich handelt es sich um eine Wiedereinführung, da dieser Name bereits von TH. CONRAD (1827) der von ihm entdeckten Alpenmeise (gleichzeitig allerdings auch der Nonnenmeise) gegeben wurde. CORTI hat ihn dann aus der Vergessenheit zurückgeholt und damit endlich Ordnung in die deutsche Benennung der beiden Graumeisen *P. montanus* und *P. palustris* gebracht. «Graumeise» sollte heute nur noch als Sammelname für diese beiden Arten, aber nicht als Artbezeichnung für die eine oder andere von ihnen gebraucht werden. (Vgl. HALLER, 1948, und SCHWARZ, 1948.)

⁴) Nach SNOW (1955) ist zwar auch die Tannenmeise (*P. ater*) in den Alpen etwas blasser gefärbt und etwas grösser als die benachbarten Rassen. Doch ist der Unterschied bei weitem nicht so ausgeprägt wie bei *P. montanus*, und die Alpenvögel werden darum auch nicht als besondere Rasse anerkannt.

menhang mit derjenigen Nordeuropas, als eine Anzahl Tierarten in ihrer Verbreitung auf diese beiden Kältegebiete beschränkt sind, den Zwischengebieten also fehlen. Unter den Vögeln gehören nach HOLDHAUS (1954) zu diesen boreoalpinen Arten das Schneehuhn (Lagopus mutus) und der Dreizehenspecht (Picoides tridactylus) sowie - zumindesten was das Brutvorkommen betrifft - die Zugvögel Ringamsel (Turdus torquatus), Birkenzeisig (Carduelis flammea) und Mornellregenpfeifer (Eudromias morinellus). STRESEMANN (1920) hat als Erster erkannt, dass diese disjunkte Verbreitung auf eiszeitbedingte Arealteilung und -verschiebung zurückzuführen ist. Nicht minder interessant ist aber auch die oben erwähnte boreoalpine Rassenähnlichkeit bei Buntspecht und Mönchsmeise. Die einen Autoren sehen darin eine erst an Ort und Stelle erfolgte Anpassung an ähnliche Klimaverhältnisse im Sinne der bekannten Klimaregeln, während andere der Klimaselektion weniger Bedeutung beimessen und das Auftreten ähnlicher Merkmale in verschiedenen Teilen eines Artareals vielmehr auf eine gemeinsame Herkunft der betreffenden Populationen oder auf ein ehemaliges Zusammenhängen ihrer heutigen Areale zurückführen.

STRESEMANN & SACHTLEBEN (1920) schreiben von der «Alpenmeise»: «Ihr heutiges Wohngebiet war während der grössten Vereisung Europas von Firnfeldern und Gletschern bedeckt. Wenn also heute montanus als wohldifferenzierte Bergform mitten zwischen kleineren Rassen der Ebene liegt, so kann sie ihre jetzigen Kennzeichen, insbesondere ihre bedeutende Grösse erst im Postglazial erworben haben.» Diese Auffassung wird von STRESEMANN (1943) später in anderem Zusammenhang nochmals bestätigt: «Der Aufstieg aus der Niederung bis zur oberen Waldregion und die nachfolgende Ausbreitung der dort entstandenen Rasse…»

RENSCH (1954) hat gezeigt, «dass bei der Weidenmeise in Mitteleuropa die Grössenvarianten so verteilt sind, dass die Grenzen der einzelnen Kategorien annähernd den Januar-Isothermen (keineswegs den Jahresisothermen) parallel laufen, d. h. anscheinend bei den kältesten Temperaturen zuerst die jeweils kleinsten Varianten absterben.» Er weist ferner auf die in allen Kontinenten feststellbare Tatsache hin, dass Hochgebirgsrassen bei Warmblütern meist grösser sind als dichtbenachbarte Talrassen, und dass in diesen Fällen wahrscheinlich eine Grössenauslese entsprechend der Bergmann'schen Regel stattfand. Auch SNOW (1954a) fand bei den paläarktischen Meisen (Genus Parus) die Gültigkeit der Bergmann'schen, Gloger'schen und Allen'schen Regeln fast durchwegs bestätigt und stellte z. B. fest, dass die Grenzen gewisser Färbungstypen bei Parus cristatus und den beiden ebenfalls braunrückigen Arten P. montanus und P. palustris im grossen und ganzen den gleichen Verlauf zeigen. ⁵)

KLEINSCHMIDT (1921) liess in seiner Mönchsmeisen-Monographie beide Möglichkeiten offen: «Die Grösse der Alpenform kann am jetzigen oder früheren Wohnort erworben oder ursprünglich sein...» TROLLER (1922) dagegen betrachtete die Mönchsmeisen der Alpen, Karpathen und bosnisch-serbischen Gebirge als

⁵) Die der Bergmann'schen Regel scheinbar widersprechende Tatsache, dass die Populationen in den mittel- und südeuropäischen Gebirgen bei gleicher Wintertemperatur grösser sind als im hohen Norden, ist nach SNOW auf den «Breitengrad-Effekt» (Latitude Effect) zurückzuführen, indem zwar bei kalter Temperatur ein grösserer Körper weniger rasch auskühlt als ein kleinerer, anderseits aber die sehr kurze Wintertageszeit in nördlichen Breiten nicht ausreicht, um den mit der Körpergrösse zunehmenden Nahrungsbedarf zu decken. In südlicheren Gegenden, wo die Wintertageszeit länger ist, fällt diese ernährungsbedingte Grössenbegrenzung weg.

Relikte der während der Eiszeit in Mittel- und Südeuropa verbreitet gewesenen, aber später dem Eise nach Norden gefolgten Form borealis.

In neuerer Zeit haben vor allem Voous (1947, 1949, 1960b) und Voous & VAN MARLE (1953) die Verbreitungsgeschichte verschiedener Vogelarten auf Grund morphologischer Merkmale zu rekonstruieren versucht, so beim Eichelhäher (Garrulus glandarius), Gimpel (Pyrrhula pyrrhula), Kleiber (Sitta europaea) und Buntspecht (Dendrocopos major). Die Ergebnisse zeigen in den wesentlichen Zügen eine bemerkenswerte Übereinstimmung. Sie führten die Autoren zum Schluss, dass die reiche und eigenartige Rassengliederung dieser Arten in Europa die Folge einer postglazialen Einwanderung bzw. Wiederausbreitung von während der Eiszeit isolierten und stark differenzierten Gruppen aus südwesteuropäischen, südosteuropäischen und sibirischen Waldrefugien sei, die sich in den Kontaktzonen miteinander vermischen und dort auffallend variable Mischpopulationen aufweisen. Das stimmt im Prinzip mit der von STRESEMANN (1919a) aufgestellten und später auch von SALOMONSEN (1931) und MEISE (1936) vertretenen Hypothese über die Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte von Wald- und Gartenbaumläufer (Certhia familiaris und brachydactyla), Nachtigall und Sprosser (Luscinia megarhynchos und luscinia), Raben -und Nebelkrähe (Corvus c. corone und cornix) usw. überein, welche zwar von STEINBACHER (1943, 1948) in Zweifel gezogen, aber bis heute von keiner Seite überzeugend widerlegt worden ist (MAYR, 1951). In der Alpenrasse alpestris des Buntspechtes (Dendrocopos major) sieht VOOUS (1947) einen südwestlichen Vorposten der nacheiszeitlichen Invasion von D. m. major aus Sibirien, der heute von der nordischen Hauptpopulation abgeschnitten ist. Diese Auffassung wird später (Voous, 1960b) dahingehend abgeändert, dass die Alpenformen von D. major und P. pyrrhula nicht mehr als postglaziale Einwanderer, sondern als Relikte von Populationen angesehen werden, welche schon während einer der letzten Zwischeneiszeiten unser Gebiet bewohnt haben. Von besonderem Interesse für uns ist in diesem Zusammenhang seine Feststellung, dass auch die durch ihre Grösse auffallende Alpenmeise eher ein solches europäisches Glazialrelikt als ein postglazialer Einwanderer sein dürfte, während man ihre nordische Artgenossin (P. m. borealis) als solchen zu betrachten habe.

MAYR (1951) warnt allerdings vor der Ansicht, das Auftreten ähnlicher Merkmale in weit auseinander liegenden Teilen eines Artareals müsse ein Anzeichen ehemaliger Kontinuität sein und betont, dass äusserlich sehr ähnliche, aber räumlich getrennte Rassen oder Arten einander nicht näher verwandt zu sein brauchen als solche, die sich stärker unterscheiden, da z. B. von zwei divergierenden Formen die eine sich an andere Umweltverhältnisse angepasst haben kann. In der Tat sind zahlreiche Beispiele bekannt, wo sich morphologische Rassenunterschiede ganz offensichtlich unter dem Druck klimatischer Auslese oder ökologischer Konkurrenz herausgebildet haben. ⁶) Auch SNOW (1954a) weist darauf hin, dass man

⁶⁾ Ein schönes Beispiel stellt der von VAURIE (1951) aufgezeigte Fall der westlichen und östlichen Felsenkleiber (Sitta neumayer und Sitta tephronota) dar, deren Areale sich in Persien überschneiden: Ausserhalb dieser Zone unterscheiden sich die beiden nur durch sehr geringe Grössen- und Schnabellängen-Abweichungen. Im Überlappungsgebiet aber ist neumayer kleiner und kurzschnäbliger als in ihrem alleinigen Areal, tephronota dagegen grösser als im ihrigen. Ausserdem hat erstere in dieser Zone des Nebeneinandervorkommens den für sie sonst charakteristischen schwarzen Augenstreif fast ganz verloren, während tephronota einen viel ausgeprägteren hat als dort, wo sie allein vorkommt. Die beiden Arten haben sich unter dem Druck ökologischer Konkurrenz neue ökologische Nischen aussuchen müssen und sich an die entsprechenden Verhältnisse morphologisch angepasst.

zuerst die Beziehungen zwischen Färbung und Struktur einerseits und den heutigen Umweltfaktoren andererseits kennenlernen müsse, bevor man Abweichungen in diesen Merkmalen als Hinweise auf die Verbreitungsgeschichte verwende.

HALLER (1953) wiederum sieht die Alpenmeisen als Nachkommen einer während der letzten Eiszeit in alpinen Waldresten erhaltengebliebenen kleinen Mönchsmeisen-Population an, die sich später mit dem Wald wieder ausbreiten konnte, während in den Niederungen die Weidenmeise von Osten her eingewandert ist. Nach BERTSCH (1953) und MOREAU (1954) ist allerdings das eiszeitliche Überdauern von Waldresten innerhalb der Alpen unwahrscheinlich.

Die Stimme als systematisches Kriterium

So weit die bisherigen, sich widersprechenden Hypothesen über faunengeschichtliche Fragen im allgemeinen und die Herkunft der Alpenmeise im besonderen. Jede hat viel Überzeugendes an sich. Doch kranken alle daran, dass ihre gemeinsame und einzige Grundlage, die morphologischen Merkmale, in Zusammenhang mit Umweltfaktoren stehen, deren Einfluss sich zwar indirekt nachweisen, aber nicht experimentell untersuchen lässt. Wir können nicht nachprüfen, ob — und wenn ja, in welchem Ausmass — z. B. die «nordischen» Merkmale von Alpenmeise oder Alpenbuntspecht bereits aus Sibirien, dem wahrscheinlichen Herkungftsgebiet dieser Arten, mitgebracht oder erst hier in den Alpen erworben worden sind. Ohne Beiziehung klimaunabhängiger Merkmale ist hier schwer weiterzukommen.

Ein solches Hilfsmittel ist die Stimme des Vogels. Hier ist geographische Variation eine zwar nicht häufige, aber doch bei den Singvögeln recht bekannte Erscheinung, deren Studium in neuerer Zeit starken Aufschwung genommen hat. Es sei hier nur an die Arbeiten von PROMPTOFF (1930), STADLER (1930), SALO-MONSEN (1935), SICK (1939), BENSON (1948), DESFAYES (1951), MAYR (1956) und THIELCKE (1961) erinnert. Ein Zusammenhang mit dem Klima besteht offensichtlich nicht und wäre übrigens schwer zu erklären.7) Freilich eignet sich ein grosser Teil dieser «Dialekte» nicht als genealogisches Hilfsmittel, weil sie anscheinend nur ortsgebunden sind, d. h. vom Individuum beliebig der lokalen Form angepasst werden können, wie z.B. der Regenruf des Buchfinken (Fringilla coelebs) (PEITZMEIER, 1955), oder weil sie von äusseren Verhältnissen wie Populationsdichte usw. abhängen, wie z.B. nach SAUER (1955) das Leiern der Mönchsgrasmücke (Sylvia atricapilla). Viele weitere sind noch zu wenig erforscht. Anderseits zählt MAYR (1956) eine Reihe von Fällen auf, wo die Stimmvariation dem Systematiker die Abklärung verwandtschaftlicher Fragen ermöglicht oder zumindest erleichtert hat.

Die wichtige Funktion der Vogelstimme, speziell des Gesanges, bei der Rassenund Artbildung ist immer wieder hervorgehoben worden (STRESEMANN, 1919a; HUXLEY, 1942; MAYR, 1951; RENSCH, 1954; THORPE, 1961). STRESEMANN (1919a) wies u. a. darauf hin, dass der Gesang bei manchen Arten ein Charakter

⁷⁾ Die Feststellung von HOWARD (1900, zit. in HUXLEY, 1942), wonach die Vogelstimme zu tieferer Tonlage in feuchteren Gebieten neige, entbehrt der soliden Grundlage und wird durch verschiedene Fälle entkräftet, wo dies jedenfalls nicht zutrifft (vergl. STALDER, 1930). Auch DOTTERWEICH (1925) betont die Klima-Unabhängigkeit der Vogelstimme (nicht zu verwechseln mit der Stimmtätigkeit selbst, die ja stark vom Wetter abhängig ist), und ich selbst konnte bisher bei keiner Vogelart irgendwelche Anhaltspunkte für die Richtigkeit von HOWARDS Auffassung finden.

ist, der in gleicher Weise der geographischen Variation unterliegt wie Bau und Färbung des Vogels. ⁸) Zuweilen gehe sogar die Ausbildung eines neuen «Dialekts» dem Auftreten morphologischer Abänderungen voraus. Jedenfalls glaube ich, dass die Existenz geographischer Ruf- oder Gesangsvarianten wohl fast immer als Anzeichen einer gegenwärtig wirksamen oder ehemaligen Isolation angesehen werden kann. Manche nahverwandte und äusserlich sehr ähnliche Arten unterscheiden sich denn auch am auffälligsten durch den Gesang, besonders solche, die nebeneinander vorkommen können wie z. B. Weiden- und Fitislaubsänger (*Phylloscopus collybita* und *trochilus*). Die Bedeutung starker Divergenz in diesem für die Fortpflanzung so wichtigen Artmerkmal als Schranke gegen eine Vermischung ist offensichtlich.

Glücklicherweise haben wir heute im Magnettongerät ein vorzügliches Hilfsmittel, um die Vogelstimme und damit auch die mit ihr zusammenhängenden Probleme mit aller Gründlichkeit zu untersuchen. Der von STADLER (1930) geäusserte Wunsch, man sollte die Rufe und Lieder einer Vogelart aus verschiedenen Gegenden vergleichen können, ist heute erfüllbar, und man möchte mit dem gleichen Autor (STADLER, 1931) wünschen, dass sich die zoologischen Museen nicht mehr auf die Aufbewahrung, Ausstellung und Bearbeitung von Bälgen und Stopfpräparaten beschränken, sondern auch Tonarchive anlegen⁹), welche den Stimmenforschern und Systematikern ähnlich wie die Balgsammlungen offenstehen.¹⁰) Die «Stimmengeographie» kann zweifellos noch da und dort Zusammenhänge aufdecken, welche dem Bearbeiter toter Bälger verborgen bleiben müssen.

Ein ganz besonders schön ausgeprägter Fall geographischer Stimmvariation liegt nun ausgerechnet bei *Parus montanus* vor: die «Alpenmeise» unterscheidet sich von den übrigen Rassen nicht nur durch ihre Grösse und Färbung, sondern noch viel auffallender durch ihren Gesang.¹¹) Obwohl dieser Gesangsunterschied ¹²) schon aus der Beschreibung der Alpenmeise durch ihren Entdecker Th. Conrad (1827) deutlich hervorgeht (wo deren Lied allerdings nicht jenem der Weiden-, sondern demjenigen der Nonnenmeise gegenübergestellt wird), ist er bis in die jüngste Zeit bloss da und dort erwähnt, aber nicht näher studiert worden. Einzig Stresemann (1919 a) führt den Gesangsunterschied zwischen *P. m. rhenanus* und

⁸⁾ Das heisst jedoch nicht etwa unter den gleichen Einflüssen! W. T.

⁹⁾ Wie dies in den USA durch die «Library of Natural Sounds» an der Cornell University, Ithaca N. Y., erfüllt wird.

¹⁰⁾ Abgesehen vom wissenschaftlichen Wert solcher Stimmenarchive hätten diese auch einen bedeutenden Wert für Bildungszwecke. Auch wären uns spätere Generationen vermutlich dankbar, wenn wir ihnen von Vogelarten, welche dann vielleicht ausgestorben sind, nicht nur Stopfpräparate, sondern auch ihre Stimme überliefern könnten. Ein Stimmenarchiv darf heute angesichts der technischen Entwicklung im Tonbandwesen und der relativ geringen Kosten füglich dem Aufgabenkreis eines zoologischen Museums angegliedert werden und wäre ganz bestimmt fruchtbringender und beser zu verantworten als das ehrgeizige Streben mancher Provinzmuseen, von sämtlichen, auch den seltensten und bedrohtesten Vogelarten, ein Belegexemplar zu erlangen. Die Existenz guter käuflicher Vogelstimmenplatten ist für eine wissenschaftliche Stimmenarchivierung kein Ersatz, sondern höchstens Aufmunterung.

¹¹) Auch die nordamerikanische Weidenmeise (*P. atricapillus*), die sich im Lockruf kaum von *P. montanus* unterscheidet, weicht im Gesang deutlich von dieser ab, und noch grösser ist diese Abweichung bei ihrer Nachbarin *P. carolinensis*.

¹²⁾ Viele Autoren, so auch CONRAD selbst, betonen, die in Frage stehende Lautäusserung sei nicht der «eigentliche Gesang» und nennen sie daher Frühlings-, Balz- oder Brunstpfiff. Wir werden jedoch sehen, dass es gerade diese Pfeiftonreihe ist, welcher die dem Gesang üblicherweise zugeschriebene fortpflanzungsbiologische Funktion zukommt.

submontanus als Beispiel dafür an, wie vikarierende Formen sich zuweilen auch in der Stimme unterscheiden. Daraufhin blieb es wieder still um diese Erscheinung, bis JOUARD (1936) in den Westalpen die gleiche Entdeckung machte und seinem Hinweis auf den auffallenden Stimmunterschied zwischen jouardi und subrhenanus beifügte, er hoffe, eines Tages auf diesen frappanten Fall geographischer Variation in der Stimme einer Vogelart zurückkommen zu können. Die Verwirklichung dieses Vorhabens war ihm leider nicht mehr vergönnt, sonst wäre vorliegende Arbeit zweifellos überflüssig.

II. RUFE UND GESANG

Über die Stimme unseres Vogels ist schon sehr viel geschrieben worden, da sie ja ein Hauptunterscheidungsmerkmal gegenüber der Nonnenmeise darstellt. Arbeiten, welche mehr oder weniger das ganze Stimmrepertoire beschreiben, verdanken wir vor allem Stresemann (1922), Schüz (1925), Jouard (1933) und Odum (1942). Letztere betrifft zwar die amerikanische Art *P. atricapillus*, welche sich jedoch nur im Gesang wesentlich unterscheidet.

Rufe

Obwohl wir uns in vorliegender Arbeit hauptsächlich mit dem Gesang zu befassen haben, seien die von mir festgestellten wichtigeren Rufe hier ebenfalls kurz behandelt, da einige von ihnen gelegentlich als Reaktion auf die Nachahmung des Gesanges geäussert werden, also bei meinen Untersuchungen oft eine Rolle spielten und daher ihrer Bedeutung nach bekannt sein sollten. Einige Rufe, die ich nur an meinen gefangenen Vögeln festgestellt habe, werden hier nicht erwähnt, weil ich nicht weiss, ob sie arttypisch sind. Auch freilebende Mönchsmeisen können bisweilen recht ausgefallene Lautäusserungen bringen.

- 1. Ein sehr hohes, feines, kurzes sit oder zit, ähnlich wie andere Meisen sowie Goldhähnchen und Baumläufer es oft hören lassen. Wird sehr häufig geäussert, besonders beim emsigen Durchsuchen des Gezweiges nach Nahrung. Zeigt eine sehr niedrige Erregungsstufe an und scheint mir eher ein Ausdruck allgemeiner Geschäftigkeit als ein wirklicher Kontaktruf zu sein. Auch der ruhende oder sich putzende Vogel lässt ihn von Zeit zu Zeit hören.
- 2. Der gleiche Ruf, jedoch wesentlich stärker, spitzer: zit, manchmal verdoppelt oder verdreifacht zisit oder zisisit. Man könnte ihn als Überraschungslaut bezeichnen, mit dem alle überraschend eintretenden Ereignisse quittiert werden, sofern diese nicht grosse Schreckwirkung haben: das Erscheinen eines kleineren Vogels oder eines Insekts oder Säugers (nicht Raubfeind), das Herabfallen eines Blattes oder Zweiges oder das Vorbeifliegen grösserer Vögel in einiger Distanz usw. Aber auch die Entdeckung eines leckeren Nahrungsbissens oder das Herunterfallen eines solchen wird vom etwas stärker erregten Vogel häufig mit diesem Ruf quittiert. Meine jungen Alpenmeisen begrüssten mich immer mit diesem Ruf, wenn ich ins Zimmer trat.
- 3. Ein etwas gedehntes, abwärtsgezogenes zieh oder ziét (Betonung auf dem i), an Rohrammerruf erinnernd, oft etwas durchdringend und weiter zu hören als Nr. 1 und 2. Oft zwei-, seltener dreifach gereiht: ziésiét, ziésiésiét. Dieser Laut wäre am treffendsten als Anschlussruf zu bezeichnen, da er grosses Anschlussbedürfnis anzeigt. Ein fernes, diesem Laut ähnliches Quietschen von Wagenbrem-

sen sowie vorüberfliegende Kleinvögel entlockten meinen gekäfigten Stücken diesen Laut, wobei sie gleichzeitig im Käfig hin- und herflogen. Nur von Flugstimmungs- oder Unruhelaut sprechen wie ODUM (1942) möchte ich nicht. Zwar ist der Ruf wirklich ein Zeichen der Flugstimmung — aber diese schien mir immer nur eine Folge des Anschlussbedürfnisses zu sein. Er ist nicht bloss Signal, sondern Appell. Freilebende 99 brachten ihn öfters als Reaktion auf meine Nachahmung des Gesanges, wobei sie manchmal herbeikamen, oft aber beharrlich an ihrem Ort blieben und das Herbeikommen offenbar dem vermeintlichen Partner überliessen.

- 4. Das bekannte, für die Art so charakteristische bizi-dää oder zisi-dää scheint mir der eigentliche Kontaktruf zu sein, mit dem sich die Artgenossen einander bemerkbar machen, bzw. ihren Standort angeben. Im Gegensatz zum nachfolgenden Ruf tönt dieser sehr ruhig und «zufrieden» und hat nichts Aufgeregtes an sich. Meine am längsten in meinem Besitz gebliebene Alpenmeise äusserte diesen Ruf regelmässig dann, wenn sie durch die offene Balkontüre hörte, dass jemand ins Zimmer getreten war, aber nicht sogleich mit dem üblichen Mehlwurm zu ihr hinaus an den Käfig trat.
- 5. Der zweite Teil von Ruf Nr. 4, das breite dää, wird bei Störungen am Nest, bei Anwesenheit von Bodenfeinden, nach soeben überstandenem Schreck usw., also in stark erregtem Zustand eindringlich und anhaltend geäussert. Häufig folgen sich 3, bei besonders grosser Erregung bis 6 oder mehr dää in einer Reihe, solange die Gefahr anhält und noch eine Weile darüber hinaus. Auch Eulen gegenüber reagiert unser Vogel mit diesem Laut. Das beim Kontaktruf (Nr. 4) regelmässig vorangesetzte zizi wird bei diesem Erregungsruf nur alle paar Reihen von dää gebracht und öfters durch ein herausplatzendes pett oder kett ersetzt (vgl. Nr. 6).
- 6. Ein kurzes, explosives, rauhes pett oder kett, oft in sehr schneller Folge drei- bis viermal wiederholt, ist als Schreckruf anzusehen. Wenn der Erregungszustand des Vogels allgemein schon hoch ist (etwa bei emsigem Hacken an einem morschen Holzstück, wenn starker Wind viele Geräusche verursacht usw.), kann er schon ertönen, wenn dem Vogel ein Futterbissen zu Boden fällt, wenn neben ihm ein Zweig herunterfällt oder ein Ast knackt also in Situationen, in denen er bei niedrigerem Erregungszustand zisit (Nr. 2) rufen würde. Auch das überraschende, nahe Auftauchen von wirklichen oder vermeintlichen Luftfeinden (z. B. Tauben) kann diesen Ruf auslösen. Einmal liessen ihn meine zahmen Alpenmeisen hören, als ein Hagelschauer laut herniederprasselte (sie brachten sich dabei in höchst zweckmässiger Weise in einem im Käfig hängenden dichten Tannenzweig in Sicherheit, wo sie in vertikaler Haltung, Kopf oben, Schnabel emporgerichtet, das Ende der Gefahr abwarteten!). Auch wenn ich gelegentlich mit einer Bürste im Käfig hantieren musste, ertönte dieser Ruf regelmässig.
- 7. Ein sehr feines, leises, hohes und manchmal etwas abfallendes sisisisis wird hauptsächlich aber nicht ausschliesslich als Raubvogelwarnruf verwendet und mit Unterbrechungen so lange wiederholt, bis die Gefahr vorüber ist. Während des Alarmzustandes verhält sich die Mönchsmeise in geduckter, nach oben beobachtender Stellung wie erstarrt still. Ich konnte meine zahme Alpenmeise dabei oft mit dem Finger berühren, ohne dass sie beiseitegehüpft oder -geflogen wäre. Die Augen sind in diesem Starrezustand das einzige, was sich bewegt; sie scheinen dabei auch etwas aus dem Kopf hervorzutreten, was aber möglicherweise nur durch das enganliegende Kopfgefieder vorgetäuscht wird. Wo die Sichtver-

hältnisse die Identifizierung eines vorüberfliegenden Vogels erschweren, z.B. im dichten Wald, kommt ein Auslösen dieses Alarmrufes durch andere Vögel von Raubvogelgrösse häufig vor, doch stellt sich der Irrtum meist bald heraus. Der biologische Wert dieses Warnens bei jeder raubvogelverdächtigen Erscheinung dürfte klar sein. — Der gleiche Laut wird manchmal auch gegenüber Bodenfeinden verwendet, z.B. wenn ich die Meisen herlockte und sie mich dann plötzlich in nächster Nähe entdeckten. Das sisisi bedeutet also, dass der Vogel einen Feind unter Kontrolle hält.

8. Jugendbettellaut ist ein rhythmisch vorgebrachtes, unreines didedä, das auch viersilbig erfolgen kann: didédèdä (é wie bei 'See', è wie bei 'Bett'). Manchmal ist es auch nur zweisilbig und dafür gedehnter: diidäd oder diiédä. Je gedehnter und lauter, desto klagender ist dieser Ruf, dessen extremste Form man wohl nach LORENZ als «Weinen des Verlassenseins» ansehen könnte. Es wurde von meinen jungen Alpenmeisen einmal sehr intensiv geäussert, als ich sie zum erstenmal aus ihrem Käfig ins Zimmer hinausliess. Die Vögel begannen sofort jämmerlich und sehr laut diesen Ruf zu schreien, klammerten sich an Vorhänge, Lampenschirme oder an meine Kleider und machten den Eindruck hilflosester Verwirrung. Sobald ich sie wieder in ihren Käfig zurücksetzte, verstummte dieses Schreien augenblicklich und machte einem erleichterten Gefiederputzen Platz.

Wie bei andern Singvogelarten (z. B. LACK, 1943), so äussert auch bei der Mönchsmeise das $\mathcal Q$ vor und während der Lege- und Brütezeit, ja sogar schon im März, den Jugendbettelruf, wenn das $\mathcal O$ in der Nähe singt. Es ist mehrmals vorgekommen, dass ich bei Nachahmung des Gesanges noch vor dem Gesang des $\mathcal O$ das Betteln des $\mathcal Q$ vernahm und dieses oft flügelzitternd in meine Nähe kam. Man vernimmt diesen Bettelruf des $\mathcal Q$ vom März bis Mai, in den Bergen bis im Juni. Nach der Brutzeit, d. h. sobald die Jungen ausgeflogen sind, ist er dann von diesen bis in den September hinein sehr häufig zu hören.

- 9. Unmittelbar vor der Kopula lassen beide Gatten ein leises und sehr hohes, goldhähnchenartiges sisisisisisisi hören, wobei die Flügel leicht vom Körper abstehen und zitternde bis halb flatternde Bewegungen machen.
- 10. Von meinen gefangenen Exemplaren, hie und da (wenn man die Vögel aus nächster Nähe beobachten konnte) auch im Freien, hörte ich oft ein kurzes, gedämpftes tschätt oder dätt. Bei den Käfigvögeln geschah dies immer, wenn einer den andern vom Futternapf verjagte. Es dürfte sich daher um das handeln, was ODUM (1942) bei Parus atricapillus als «Dominanzruf» bezeichnet.
- 11. Das brütende \mathcal{Q} sowie grössere Nestlinge lassen bei Störungen an der Bruthöhle ein halb zischendes, halb fauchendes, tonloses tlff oder tchch hören, wie man es auch von andern Meisen in dieser Situation vernimmt.
- 12. Einen Laut, den ich bis jetzt nur an den gefangenen Vögeln feststellen konnte, erwähne ich hier bloss als Anregung für andere Beobachter: Solange die jungen Alpenmeisen abends auf einer Stange gemeinsam nächtigten, liessen sie oft ein leises buit oder bwit hören. Es schien immer von jenem Vogel zu kommen, der sich neben einen andern setzen oder zwischenhinein drängen wollte. Der Laut scheint weniger ein Drohlaut als vielmehr ein Besänftigungslaut zu sein, da jedenfalls das Dazwischendrängen überraschenderweise nur selten einen Streit auslöste.

Angaben über geographische bzw. subspezifische Variation liegen einzig beim häufigsten und bekanntesten der hier beschriebenen Rufe, dem däh-däh (Nr. 4 und 5) vor. BACMEISTER (1924) schildert den Ruf der im Rotwand-Gebiet (süd-

bayrische Übergangszone von salicarius zu montanus!) als unreiner und gequetschter als bei rhenanus, mit einem Zug zu einem i am Schluss, wie däih. Er schliesst daraus, dass sich die beiden Formen im Lockruf unterscheiden lassen. Auch HARRISON & PATEFF (1937) fanden, dem Ruf der Vögel des Rhodope-Gebirges in Bulgarien fehle die Kraft des Alpenmeisenrufes, und AMANN (1954) bezeichnet denjenigen von rhenanus als «viel feiner nasal als die relativ derben und breiten Rufe von montanus».

Ich selber kann einen Unterschied zwischen Alpen- und Weidenmeise im däh-Ruf weder mit Sicherheit bejahen noch verneinen, obwohl ich, angeregt durch den Hinweis von BACMEISTER, immer darauf geachtet habe. Wohl schien mir vielfach der Ruf der Alpenmeisen ausserordentlich kräftig, und es ist denkbar, dass die bedeutendere Grösse der Alpenform sich tatsächlich auch auf diese Weise äussert. Aber der Klang gerade des Lock- und Warnrufes hängt sehr stark vom Grad der Erregung ab: rhenanus kann unter Umständen recht kräftig, montanus zuweilen sehr zart und unterdrückt warnen. Deshalb würde ich es noch heute nicht wagen, die beiden Formen am Lock- und Warnruf unterscheiden zu wollen, obschon die extremen Varianten dies zweifellos erlauben dürften. Ich betrachte daher die Frage der geographischen Variation im Lock- und Warnruf als noch nicht sicher entschieden und hoffe, dass hier recht bald anhand von Tonaufnahmen Klarheit geschaffen werden kann.

Gesang

Die Mönchsmeise verfügt neben den erwähnten Rufen über drei in Form und Bedeutung verschiedene Formen von Gesang, nämlich erstens den «funktionslosen Jugendgesang» (SAUER, 1955), zweitens den «Imponiergesang» (oder «Erregungsgesang») und drittens den «Reviergesang», mit dem wir uns in vorliegender Arbeit zu befassen haben.

1. Der «funktionslose Jugendgesang»

Dieser besteht aus einem leisen, rotkehlchenhaften Vorsichhinschwätzen und -plaudern von meist recht wohlklingenden, vorwiegend hohen Tönen. Ich vernahm ihn von meinen jungen Alpenmeisen erstmals im Alter von etwa 17 Tagen, einen Tag nachdem sie (ihrem veränderten Verhalten und der andern Beschaffung des Kotes nach zu schliessen) «ausgeflogen» waren. In meinen Aufzeichnungen steht unterm 4. Juli: «Bei Ruhe mit vollem Kropf singt das eine fast wie ein "übender" Buchfink oder eine leise schwatzende Grasmücke.» Auch am 6. Juli und später fast täglich finden sich Vermerke wie «nach dem Füttern folgt Ruhe, Gefiederpflege und Plaudergesang» usw. Daraus geht hervor, in welcher Situation dieser Jugendgesang vorgebracht wird: Es sind die eigentlichen, im Freien wohl sehr seltenen «Mussestunden», in denen der Vogel völlig aktionslos und ungestört dasitzt und nicht weit davon entfernt ist, überhaupt einzuschlafen. Er sitzt aufgeplustert und meist auf einem Bein da, so ruhig, dass jeder ausgestossene Ton den Schwanz erzittern lässt. All das stimmt mit den Feststellungen von KOEHLER (1951) und SAUER (1955) gut überein, auch in bezug auf den Hinweis, dass der Jugendgesang die schönste, künstlerisch höchststehende Gesangsleistung des Vogels darstellt, wenn sie auch die leiseste ist. 1)

¹⁾ Mir ist aufgefallen, dass die Alpenringamseln (Turdus torquatus alpestris) in der Abenddämmerung, wenn sie kurz vor dem Schlafengehen noch auf einer Fichtenspitze singen, ein viel schöneres, mannigfaltigeres und wohlklingenderes Lied haben als das aus einigen kärglichen, abgehackten Tönen bestehende, das man am Tage von ihnen hört.

2. Der «Imponiergesang»

Dieser ist individuell etwas variabel, zeigt aber doch im allgemeinen eine deutliche Dreiteilung: Zuerst mehrere hohe sisi-Laute, ähnlich wie beim Raubvogelwarnlaut oder Begattungslaut, dann ein leiser, bald reiner, bald gequetschter bis quäkender Ton und drittens ein etwas lauteres, zaungrasmückenartiges Klappern, das jedoch nicht so laut klingt wie bei Sylvia curruca. Auf Distanz ist oft nur dieses Klappern zu hören. Oft enthält der erste Teil des Liedes noch andere, fast trillernde Töne.

Diese Gesangsform wurde früher oft ausdrücklich als der «eigentliche» Gesang bezeichnet, während die dritte Gesangsform, der Reviergesang, zum Frühlings-, Balz- oder Brunstpfiff degradiert wurde. Das ist jedoch falsch, und wenn man schon von den verschiedenen Liedern einer Vogelart nur eines als wirklichen Gesang gelten lassen wollte, dann käme dieser Rang dem Reviergesang zu, wenn auch dessen Aufbau einfacher ist als beim Klapperlied. Denn die dem Gesang im allgemeinen Sinn zugeschriebene fortpflanzungsbiologische Funktion besteht ja darin, artgleiche PP anzulocken und 00 einzuschüchtern bzw. fernzuhalten (HINDE, 1952; ODUM, 1942). Um diesen Zweck erfüllen zu können, muss der Gesang aber nicht nur auf eine beträchtliche Entfernung hörbar sein (MARLER, 1956), sondern auch häufig genug vorgetragen werden. Just diese beiden Bedingungen aber werden von diesem klappernden Imponiergesang gerade nicht erfüllt. Seine Lautstärke ist so gering, dass er nur unter günstigsten Umständen weiter als etwa 20 bis 30 m zu hören ist, und hinsichtlich seiner Frequenz stimmen praktisch alle Autoren in der Feststellung überein, dass er nur selten, gewöhnlich nur bei besonderer Erregung des Vogels vernommen wird.

Schon ein Vergleich der Beobachtungsdaten mag dies veranschaulichen: Den 27 Daten, an denen ich dieses Klapperlied an freilebenden Vögeln feststellte (fast immer nur von einem einzigen Exemplar), stehen 174 Daten (mit einer mehr als doppelt so hohen Individuenzahl, weil ich meistens an einem Tage mehrere Vögel verhörte) mit Reviergesang gegenüber. Ich vernahm den Imponiergesang immer nur, wenn mehrere Individuen nahe beisammen oder gar in einen Streit verwickelt waren, oder wenn ich in einem Revier durch Nachahmung des Gesanges die Anwesenheit eines Rivalen vortäuschte. In jedem Fall zeigten die klappernden Mönchsmeisen deutliche Anzeichen grosser Erregung. Einmal richtete sich das Imponierverhalten und der damit verbundene Klappergesang eines ♂ gegen das eigene ♀, doch kann dies aus Irrtum erfolgt sein, weil ich in der Nähe den Reviergesang nachgeahmt hatte, worauf das ♂ lautlos herbeigeflogen kam und das später nachfolgende ♀ im ersten Moment anbalzte:

4.3.1956. La Sauge (Neuenburgersee). Ein vorüberfliegender Merlinfalke (Falco columbarius) löst den Raubvogelalarm einer Weidenmeise aus, wodurch ich auf sie aufmerksam werde. Nach Abflauen der Alarmstimmung imitiere ich die normale (hier übliche) Gesangsform, worauf der Vogel sofort auf 6−7 m herankommt und ebenfalls den Reviergesang hören lässt; jetzt kommt ein zweites Ex., vermutlich das ♀ herbei und setzt sich in den gleichen Erlenbusch wie das ♂, worauf dieses plötzlich in erregte Klapperstrophen (Imponiergesang) verfällt und auch die ausgerichtete Drohstellung einnimmt, als das ♀ sehr nahe neben ihm erscheint.

Mit Ausnahme des Monats November (wohl Zufall) vernahm ich den Imponiergesang zu allen Jahreszeiten, und eine wirklich ausgeprägte Konzentration auf die Fortpflanzungszeit wie beim Reviergesang lässt sich hier nicht erkennen (15 Feststellungen im ersten und 12 im zweiten Semester). Schon daraus geht hervor, dass wir es hier nicht mit dem «eigentlichen» Gesang der Mönchsmeise zu tun

haben, sondern vielmehr mit einer mit dem Imponierverhalten verbundenen Lautäusserung, sozusagen also mit einem akustischen Imponieren. Aus all diesen Gründen sehe ich im Ausdruck «Imponiergesang» die beste Bezeichnung für dieses Klapper- doer Plauderlied. Erregungsgesang wäre zwar an sich auch zutreffend, doch ist der Vogel auch beim Reviergesang erregt. Zu erwähnen ist noch, dass mein jung aufgezogenes Alpenmeisen ♂ nur ein paar wenige Male ein annähernd reines Klappern brachte, und zwar im Zustand höchster Erregung. Sonst bestand sein entsprechendes Lied nur aus einer Reihe von sisisi und drrrrraaaaa.

3. Der «Reviergesang»

Die fortpflanzungsbiologische Funktion des Gesanges kommt eindeutig diesem Lied zu. Es stellt nicht nur den weittragendsten Laut der Mönchsmeise überhaupt dar, sondern ist im Frühling zeitweise auch die häufigste Lautäusserung des o. 1. Aber auch das Verhalten des Vogels lässt über die Bedeutung dieses Liedes keinen Augenblick Zweifel aufkommen. Wenn man in einem Mönchsmeisenrevier durch Nachahmung dieses Liedes die Anwesenheit eines Artgenossen vortäuscht, beginnt der Revierinhaber in den allermeisten Fällen recht bald ebenfalls zu singen und lässt sich in nächste Nähe locken, wobei er sichtlich nach dem vermeintlichen Rivalen sucht. Wie mir selbst, so ist auch ODUM (1942) und MELCHER (briefl. Mittlg.) aufgefallen, dass bei Ertönen dieses Gesanges oft mehrere Mönchsmeisen im Umkreis ebenfalls zu singen anfangen. Dasselbe stellte HINDE (1952) bei der Kohlmeise (Parus major) fest. Für die Funktion als Reviersignal spricht ferner das recht häufig zu beobachtende Aufsuchen von Singwarten, auf denen der Vogel gut sichtbar ist und selber einen weiten Überblick hat, ganz wie es auch von andern Singvögeln bekannt ist (vgl. S. 125). Kurz, dieser Gesang erfolgt bei Parus montanus genau in der gleichen Situation und löst genau die gleichen Reaktionen aus wie es bei andern Singvogelarten auch der Fall ist. Jedermann, der ihn nachzuahmen imstande ist, kann sich hiervor durch Experiment selber überzeugen.

Mit Ausnahme der Monate Dezember und Januar²) habe ich diesen Gesang das ganze Jahr feststellen können, doch liegt seine Hauptfrequenz ganz entschieden im Frühling: Von den bereits erwähnten 174 Reviergesangs-Daten entfallen bloss deren 28 auf die zweite Jahreshälfte (Juli-Dezember), und gerade bei diesen waren erst noch die meisten bloss der Provokation durch Nachahmung zu verdanken. Auch LUMLEY (1934) schreibt, dass er bei P. atricapillus im Winter keine Vögel von sich aus singen hörte, und dass es ihm nur bei wenigen gelungen sei, sie durch Nachahmung zum Singen zu veranlassen, während diese sonst nur eine gesteigerte Erregung zur Folge hatte. Nach ODUM (1941) spielt der Reviergesang im Herbst möglicherweise eine gewisse Rolle im Kampf um die soziale Rangordnung im Verband. Meine Beobachtungen geben mir zu dieser Auffassung keinen Anlass. Eher habe ich den Eindruck, er stehe mit dem Wiederaufleben des Geschlechtstriebes allgemein im Zusammenhang. Hiefür scheint jedenfalls zu sprechen, dass man im Herbst bei Nachahmung dieses Gesanges bisweilen den Jugendbettelruf als Antwort erhält, und zwar zu einer Zeit, in welcher die Jungvögel längst selbständig sind. Ein Beispiel mag dies illustrieren:

18. 9. 1960. Im Fanelreservat (Neuenburgersee) turnen 3 Ex., durch Gesangsimitation herbeigelockt, im Schilf umher; wenn sie einander begegnen, öffnen sie leicht die Flügel,

²⁾ Dies ist wohl durch die geringere Zahl meiner Exkursionen in dieser Jahreszeit zu erklären, ist also mehr ein Zufall.

fächern den Schwanz und klappern leise. Sie antworten auf weitere Imitation des Gesanges immer nur mit dem Jugendbettelruf.

Auch andere, jahreszeitlich noch spätere Beobachtungen tragen Hinweise wie: «...reagieren auf meine Gesangsimitation mit dem Jugendbettelruf.» Wie im Abschnitt «Rufe» erwähnt, antwortet zur Paarungs- und Brutzeit das ♀ häufig mit diesem Ruf auf den Gesang des ♂. Solches Verhalten deutet daher zweifellos auch im Herbst eher auf Paarungsstimmung als auf soziale Rangkämpfe hin. Eher dürften die Imponierstrophen, die auch gleichmässiger über das Jahr verteilt sind, mit solchen zusammenhängen. Der immerhin gelegentlich auch ohne Provokation geäusserte herbstliche Reviergesang kann vielleicht damit in Zusammenhang gebracht werden, dass die Mönchsmeisen, zumindest die Altvögel, ihrem Revier das ganze Jahr treu bleiben (vgl. ODUM, 1941).

Aus all diesen Gründen möchte ich für diese Pfeiftonreihen die Bezeichnung «Reviergesang» anwenden und auf jeden Fall eher von Gesang als von Balz- oder Frühlingspfiff sprechen. Der Einfachheit halber, und weil es ja den biologischen Tatsachen entspricht, werde ich in vorliegender Arbeit jedoch einfach den Ausdruck «Gesang» anwenden und bloss dort, wo eine Unterscheidung gemacht werden muss, von «Reviergesang» sprechen.

a. Die «normale» Gesangsform. — Ich bezeichne sie deshalb «normal», weil es sich um die im grössten Teil Europas verbreitete und daher in der Literatur meist einzig angegebene Form handelt. 3) Sie besteht aus 3 bis 5, selten 6 oder mehr, ziemlich weit hörbaren, wohltönenden, abwärtsgezogenen, etwas schleppend vorgetragenen Pfeiflauten, die in der Literatur meist mit Worten wie tie, zijä, piu, djü, ziüh etc. wiedergegeben werden. Sie werden nicht hart, aber doch deutlich angeschlagen, weshalb mir die Schreibweise djü zu weich scheint. Am besten kann man ihren Klang mit dem eines umgekehrten Lock- oder Warnrufs des Fitislaubsängers (Phylloscopus trochilus) vergleichen: das üüit des Fitis in ein tiüü umgekehrt. Die einzelnen Pfeiflaute, deren Länge von 3/10 bis gut 4/10 sec. schwankt, sind durch knapp 1/10 sec. lange Pausen unterbrochen, so dass sich das ganze etwa gleich anhört wie das Wort ziühziühziühziüh, also etwas schleppend. Innerhalb einer Strophe bleibt die Tonhöhe meist unverändert, bisweilen ist aber der erste Pfeiflaut fast einen Ton tiefer als die nachfolgenden. Der gleiche Vogel kann die Tonhöhe aber beliebig ändern, so dass nach einigen tieferen Strophen plötzlich mehrere höhere folgen usw. Die höheren Strophen werden gewöhnlich auch etwas schneller vorgetragen als die tieferen. Diese höhere Variante wird vom of in der Nestnähe in sehr «zärtlicher» Form vorgetragen, wenn es dem brütenden ♀ Futter bringt. Die Hauptmerkmale der normalen Gesangsform sind also: kurze Reihen von deutlich abwärtsgezogenen, gedehnten, ziemlich deutlich angeschlagenen Pfeiftönen.

b. Die «alpine» Gesangsform. — Ich nenne sie deshalb so, weil sie auf das Alpengebiet beschränkt ist 1), ohne Rücksicht auf die Höhenlage, wie das Wort

³) Wollte man sich in der Bezeichnung von geographischen Gesangsvarianten an das gleiche Prinzip halten wie in der Nomenklatur, so müsste heute, wo *P. m. montanus* die Nominatform ist, die alpine Gesangsform als normal und die viel weiter verbreitete normale Form anderswie bezeichnet werden, was aber ein Missverhältnis wäre.

⁴⁾ Als ich diese Bezeichnung wählte, hatte ich vom Vorkommen der alpinen Form in Finnland noch keine Kenntnis.

«alpin» vielleicht vermuten lassen könnte. Sie besteht aus meistens 5 bis 7, oft auch 8 oder 9 bis 10 kürzeren, nicht abwärtsgezogenen, sondern gleich hoch bleibenden und sehr weich, fast ohne jeden Anschlag einsetzenden Pfeiftönen von sehr reinem Klang, die sich in Intervallen von knapp 1/10 sec. folgen und eine Dauer von 0,15-0,25 sec. aufweisen. Man kann diese alpine Strophe am besten mit Worten wie dühdühdühdühdüh, i i i i i i, ü ü ü ü ü usw. wiedergeben. Ti ti ti oder tü tü tü, wie CONRAD (1827) und andere Autoren es schreiben, lässt wegen des t einen harten Anschlag vermuten, was aber gerade bei dieser Gesangsform nicht der Fall ist. Auch hier sind die höheren Strophen meist die schneller vorgetragenen. Die Tonhöhe kann mehr als 3 Töne variieren, bleibt aber doch meist für mehrere Strophen konstant. Innerhalb derselben Strophe sind bei dieser alpinen Gesangsform eher Schwankungen festzustellen als bei der normalen. Bald hört man leicht absinkende, bald ansteigende und wieder ein anderes Mal Strophen, die absinken und gegen den Schluss wieder ansteigen. Sehr häufig sind die ersten paar Töne der Strophe sehr kurz, so dass diese dann etwa lautet: ididihdihdihdihdih. Das Tempo lässt sich etwa mit demjenigen des Wendehals-Gesanges (Jynx torquilla) oder dem ersten Teil des Sommergoldhähnchen-Liedes (Regulus ignicapillus) vergleichen, die langsameren Strophen auch mit dem dühdühdüh des Waldlaubsängers (Phylloscopus sibilatrix). Diese tiefen Reihen klingen immer sehr voll und erinnern an die schmelzenden düü-Reihen im Nachtigallenschlag (Luscinia megarhynchos). Überhaupt hat das Lied der Alpenmeise trotz seiner Anspruchslosigkeit und seines einfachen Aufbaues einen auffallenden Wohlklang und ist oft beinahe feierlich anzuhören — eine Feststellung, die von den meisten Beobachtern spontan erwähnt wird.

Die Hauptmerkmale der alpinen Gesangsform sind also: etwas längere Reihen von kürzeren, in der Tonhöhe konstanten, sehr weich angeschlagenen Pfeiftönen.

c. Bedeutung des Gesangsunterschiedes. — Auf den ersten Blick mag es scheinen, dass der Unterschied zwischen normaler und alpiner Gesangsform unbedeutend sei. In Wirklichkeit ist er aber so gross, dass der uneingeweihte Beobachter, der eine von beiden zum erstenmal hört, nicht glauben würde, dass sie von der gleichen Vogelart stammt wie jene, die er kennt. Alpen- und Weidenmeise unterscheiden sich im Gesang viel deutlicher als z. B. Nachtigall und Sprosser (Luscinia megarhynchos und luscinia), Garten- und Orpheusspötter (Hippolais icterina und polyglotta) oder Teich- und Schilfrohrsänger (Acrocephalus scirpaceus und schoenbaenus). Auch die Lieder von Amsel- und Misteldrossel (Turdus merula und viscivorus) können eher zu Verwechslungen Anlass geben als diejenigen von Weidenund Alpenmeise.

Den besten Beweis für die Auffälligkeit und Bedeutung dieses Gesangsunterschiedes aber liefern schliesslich die Mönchsmeisen selber: Eine «Weidenmeise» reagiert auf den Gesang einer «Alpenmeise» nicht stärker als auf denjenigen irgend einer andern Vogelart, beispielsweise des Buchfinken (Fringilla coelebs), d. h. meist überhaupt nicht, und umgekehrt wirkt die normale Gesangsform auf eine «Alpenmeise» nicht stärker als ein artfremdes Lied, während diese auf die alpine Gesangsform sehr prompt und heftig zu reagieren pflegt (vgl. dazu Seite 121 ff.). Wir haben hier in der Tat einen Gesangsunterschied, wie er innerhalb einer Vogelart sonst wohl nur bei ganz wenigen Arten, wenn überhaupt, vorkommt. Der spanische Weidenlaubsänger (Phylloscopus collybita «brehmii») ist vielleicht ein solcher Fall, aber sonst ist eine Vogelart im allgemeinen auch in den entferntesten

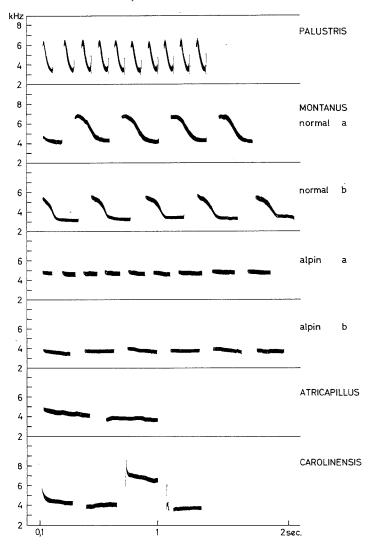


Abb. 1. Klangspektrogramme der Reviergesänge von:

Nonnenmeise Parus palustris, La Sauge am Neuenburgersee;

Mönchsmeise Parus montanus «normale» Gesangsform (= Weidenmeise), La Sauge; (a) eine höhere und (b) eine tiefere, etwas gedehntere Strophe desselben o';

Mönchsmeise Parus montanus «alpine» Gesangsform (= Alpenmeise), Triesenberg ob Vaduz, Liechtenstein; (a) eine hohe, schnelle und (b) eine tiefe, gedehnte Strophe desselben of; Black-capped Chickadee Parus atricapillus, aus den nordöstlichen U. S. A., und Carolina Chickadee Parus carolinensis, aus den nordöstlichen U. S. A., beide aufgenommen

von Herrn Prof. P. P. KELLOGG, Ithaca.

Neben dem grossen Unterschied zwischen den beiden Gesangsformen von Parus montanus fällt die Ähnlichkeit der normalen Form mit dem Lied von P. palustris und diejenige der alpinen Form mit dem Lied von P. atricapillus (bis zu einem gewissen Grad auch mit carolinensis) auf. — Die Spektrogramme wurden in dankenswerter Weise durch Herrn K. E. LINSENMAIR im Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br. hergestellt.

Teilen ihres Areals an ihrem Gesang wiedererkennbar. Bei Parus montanus ist just das Gegenteil der Fall: Ein Uneingeweihter wird die Vögel nördlich des Thunersees an ihrem Gesang nicht als Artgenossen der nur 7 km davon auf der südlichen Seeseite lebenden Mönchsmeisen wiedererkennen.

d. Konstanz der beiden Gesangsformen. — Innerhalb ihres Verbreitungsgebietes zeigen die beiden Gesangsformen eine absolute Konstanz. Ich konnte mich anhand von Schallplatten und eigenen Beobachtungen davon überzeugen, dass z. B. die normale Gesangsform in Jugoslawien, der Schweiz, England und Finnland genau gleich tönt. ⁵) Sie weist also absolut keine geographische, sondern bloss die überall gleich grosse individuelle Variation auf. Ebenso besteht zwischen dem Lied in den slowenischen, vorarlbergischen, schweizerischen und Savoyer Alpen nicht der geringste Unterschied.

Angesichts der eingangs erwähnten, starken Neigung der Mönchsmeise zur geographischen Variation in Grösse und Färbung ist eine solche Konstanz der beiden Gesangsformen — die normale Form erstreckt sich immerhin über die Areale von mindestens 4 morphologischen Rassen — ebenso bemerkenswert wie die Aufspaltung in diese zwei Gesangsformen selber, welche dadurch in ihrer Bedeutung nur noch unterstrichen wird. Wenn eine Vogelart im Gesang — der immerhin eine wichtige Rolle im Fortpflanzungsleben spielt — eine Aufspaltung in zwei so klar differenzierte geographische Formen aufweist, letztere aber innerhalb ihrer Verbreitungsgebiete konstanter sind als die morphologischen Merkmale dieser Art, so haben wir es ohne Zweifel mit einer höchst untersuchenswerten Erscheinung zu tun.

e. Vergleich mit Gesang und Rufen der Nonnenmeise. - Nun besitzt bekanntlich auch die Nonnenmeise (Parus palustris) eine Lautäusserung, die früher oft als «Frühlingspfiff» bezeichnet wurde, aber in Wirklichkeit ebenfalls nichts anderes als ihr Reviergesang ist. Dies geht schon daraus hervor, dass auch sie sich dabei gerne auf hervorstehende Warten setzt und auch sonst das gleiche Verhalten zeigt wie Parus montanus und die andern Vogelarten in der gleichen Situation. (Leider kann ich dieses Lied wegen seiner schnellen Tonfolge nicht mit dem Munde nachahmen, hatte aber verschiedentlich Gelegenheit, Gesangsduelle zwischen Nonnenmeisen o'o' zu beobachten.) Dieses Lied wird von NIETHAMMER (1937) treffend mit djep djep djep oder tsiät tsiät tsiät wiedergegeben, und auch die andern Autoren geben davon ganz ähnliche Beschreibungen. Daraus geht hervor, dass es sich wie bei der normalen Gesangsform von Parus montanus um abwärtsgezogene Pfeiftöne handelt. Das Tempo kann sehr stark variieren, die schnellste Variante kann beinahe zu einem klappernden jejejejeje oder djedjedjediedie werden. In ihrer langsamsten Form ist aber diese Strophe kaum von der schnellsten Normalgesangsform der Mönchsmeise zu unterscheiden! So habe ich am 31. 1. 1955 in der Nähe von Bern eine Nonnenmeise singen gehört, bei der ich geraume Zeit nicht wusste, ob es sich um montanus oder palustris handelte. Zwar waren ihre «zjä» noch eine Nuance kürzer, folgten sich aber so langsam und stimmten mit dem Lautbild der Weidenmeise so gut überein, dass ich erst sicher war, als ich den Sänger sah. Wenn auch palustris - wie aus den Beschreibungen

⁵⁾ Herr M. SCHWARZ, Basel, hatte die Freundlichkeit, mir eine schwedische Vogelstimmenplatte zur Verfügung zu stellen und bestätigte ferner, dass auch auf einer englischen Platte der Weidenmeisengesang genau mit jenem auf der schwedischen übereinstimmt, ebenso wie mit meinen eigenen Tonaufnahmen, die wir gemeinsam abhörten.

NIETHAMMERS schön hervorgeht — in der Regel bei ihren Pfeiflauten einen etwas harten Abschluss (djep oder ziät) aufweist, so ist doch die Ähnlichkeit des Lautbildes mit montanus (Normalform) frappant. Der Unterschied liegt praktisch nur in der Dehnung des Lautes bei montanus: ziee statt zjep, ziää statt ziät. Ein Vergleich der Klangspektrogramme dieser beiden Lieder zeigt diese klangliche Ähnlichkeit überaus klar. Zusammenfassend lässt sich sagen: Pro Zeiteinheit bringt die Nonnenmeise mehr und dafür kürzere, die Weidenmeise weniger und dafür gedehntere Pfiffe; im Lautbild der Einzelpfiffe jedoch ähneln sich die beiden so stark, dass die schnellste montanus-Strophe nur schwer von der langsamsten palustris-Strophe zu unterscheiden ist.

Wie stark weicht dagegen das Alpenmeisenlied von diesen beiden ab! Deutlicher als durch das Klangspektrogramm («Sonogram») (Abb. 1) kann wohl kaum gezeigt werden, dass sich Nonnen- und Weidenmeise — zwei verschiedene, wenn auch sehr nahverwandte Arten — im Reviergesang näher stehen als Weiden- und Alpenmeise, obwohl diese letzteren Artgenossen sind.

Vergleichen wir schliesslich noch die Lock- und Warnrufe von *P. palustris* und *P. montanus* miteinander, so zeigt sich, dass auch hier praktisch nur ein quantitativer Unterschied zwischen diesen zwei Arten besteht. *P. palustris* ruft und schimpft ihrem allgemein lebhafteren Temperament entsprechend sehr schnell zisidä, dädädädädädä, die Mönchmeise (sowohl die Weiden- wie die Alpenmeise) dagegen viel langsamer, «gemütlicher» itzi-däh, dähdähdähdäh. Auch hier pro Zeiteinheit mehr und kürzere Laute bei palustris, weniger und dafür gedehntere bei montanus, während das Lautbild und die Klangfarbe bei beiden praktisch gleich ist.

Wir stehen also vor der bedeutenden Tatsache, dass sich die Weidenmeise in Lockruf und Reviergesang zwar deutlich, aber nur quantitativ von der Nonnenmeise unterscheidet, während die Alpenmeise zwar im Lockruf mit der Weidenmeise identisch ist, sich aber im Reviergesang so stark von dieser unterscheidet, dass man rein nach dem Gesang eher geneigt wäre, zwischen Nonnen- und Weidenmeise eine nähere Verwandtschaft anzunehmen als zwischen Weiden- und Alpenmeise. Nachstehendes Schema bringt dieses Verhältnis zum Ausdruck.

Lockruf	Reviergesang						
Nonnenmeise zisidä, dädädädädä		edjedje ieezieeziee					
Weidenmeise I izi däädäädäädäädää Alpenmeise I	Alpenmeise ih ih	ih ih ih					

f. Vergleich mit Gesang und Rufen von Parus atricapillus und Parus carolinensis. — Zu weiteren interessanten Feststellungen führt auch ein Vergleich der Stimme von Parus montanus mit derjenigen der amerikanischen Verwandten Parus atricapillus und P. carolinensis, welche früher als artgleich betrachtet wurden und zueinander in einem ähnlichen Verhältnis stehen wie Alpen- und Weidenmeise (geographisches und im allgemeinen auch vertikales Vikarieren mit kleinen Überlappungsgebieten, in denen sie zwar nebeneinander vorkommen, aber doch gelegentlich Mischlinge bilden). Aus den abgebildeten Klangspektrogrammen geht schön hervor, wie stark die Lieder von atricapillus und carolinensis — insbesondere das der ersteren — im Lautbild der Einzeltöne dem Alpenmeisenlied

ähneln. Diese Ähnlichkeit fällt auch beim Abhören der Tonaufnahmen sofort auf, und wenn atricapillus statt nur 2 etwa 4 bis 5 seiner Pfeiftöne aneinanderreihen würde, so wäre sein Lied von der langsamsten Variante des Alpenmeisenliedes nicht mehr zu unterscheiden, zumal auch bei letzterem manchmal der erste Ton etwas höher liegt als die nachfolgenden. Die Differenz besteht somit praktisch nur darin, dass das Lied von atricapillus nur aus zwei Tönen besteht, welche dafür etwas gedehnter und nie so kurz sind wie bei einer mittleren oder schnellen Alpenmeisenstrophe.

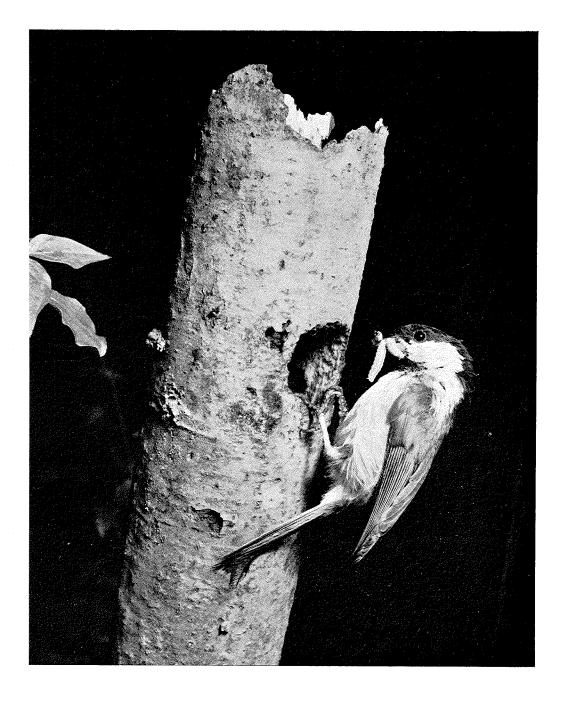
Das Lied von *P. carolinensis* besteht aus 4 ebenfalls alpenmeisenähnlichen, einfachen Pfeiftönen, wenn diese auch nicht ganz so rein und weich klingen wie bei *montanus*. Der dritte Laut ist jedoch immer viel höher und unreiner, spitzer als die andern, welche unter sich eine etwa um zwei Tonstufen absinkende Reihe bilden. Durch diese starke Variation der Tonhöhe entsteht bei diesem Lied eine ziemlich auf- und absteigende Melodie, wodurch es für das Ohr viel von seiner Alpenmeisenähnlichkeit verliert. Trotzdem ist eine allgemeine Verwandtschaft mit dem Lied von *P. atricapillus* und der Alpenmeise unverkennbar. Wir stehen somit vor der interessanten Tatsache, dass die Lieder dieser drei nahverwandten Formen aus den gleichen Grundelementen, nämlich aus einfachen, ungebogenen Pfeiflauten bestehen und nur in deren Dehnung und Melodienfolge voneinander abweichen, während das Lied der *Weiden*meise mit seinen abwärtsgezogenen Tönen von ihnen stark abweicht und mehr Ahnlichkeit mit demjenigen von *Parus palustris* aufweist.

Im Lockruf ähnelt speziell *P. atricapillus* der Mönchsmeise so gut wie vollständig, nur dass nach den mir vorliegenden Tonaufnahmen atricapillus diesen Ruf bisweilen viel rascher hervorbringt als montanus (wenn auch nicht so schnell wie *P. palustris*). Bei carolinensis scheint dieses schnellere Tempo sogar die Regel zu sein. Mangels genügend vollständiger Unterlagen haben diese Feststellungen über die Ahnlichkeit der Lockrufe vorerst nur provisorischen Charakter.

Zur Gesangsentwicklung bei aufgezogenen Vögeln

Um herauszufinden, ob die Reviergesangsform der Mönchsmeise angeboren ist oder später erworben wird, unternahm ich im Sommer 1954 einen Aufzuchtversuch mit jungen Alpenmeisen. Aus verschiedenen Gründen konnte allerdings erst am 29. Juni ein von R. HAURI gefundenes Nest bei Lauenen (Berner Oberland) ausgenommen werden. Es enthielt drei Junge, die schon etwa 12 Tage alt waren. Die Beobachtungen, die bei dieser Aufzucht gemacht wurden, sind zwar sehr aufschlussreich und sollen in einem späteren Versuch so weit ergänzt werden, dass eine einigermassen lückenlose Beobachtungskette entsteht; aber als Beweis für die Erblichkeit oder Nichterblichkeit der Gesangsform genügen sie nicht, da die Jungvögel in den 12 Tagen vor dem Ausnehmen theoretisch die Möglichkeit hatten, ihren Vater singen zu hören.

Immerhin ist der Gesang der Mönchsmeise gerade während der Aufzuchtzeit recht selten zu vernehmen, und ausserdem befand sich das Nest nahe an einem tosenden Bergbach, so dass die Jungen effektiv nur geringe Chance hatten, den Vater singen zu hören. Vor allem aber sprechen die Beobachtungen während der Aufzuchtzeit, trotz des oben erwähnten Mangels, durchwegs für die Erblichkeit des Gesanges. So pfiff ich den Jungen vom ersten Gefangenschaftstag an regelmässig die normale (also nicht ihre eigene) Gesangsform vor, vermied es aber



TAFEL 7. Weidenmeise Parus montanus rhenanus an der Bruthöhle im Chablais bei Cudrefin/Vd am Neuenburgersee, 24. Mai 1960. Die Höhle befindet sich in einem morschen Erlenstämmchen (vgl. Abb. 4). Das Gefieder erscheint um diese Jahreszeit bereits stark abgetragen. (Photo René Gacond, Neuchâtel)



TAFEL 8. (oben) Einer der typischen Biotope der Mönchsmeise im Jura: Tête de Ran/Ne ca. 1300 m, 7. Mai 1954 (vgl. Beobachtungsort Nr. 8). — (unten) Typischer Biotop von Parus montanus rhenanus am Neuenburgersee: La Sauge/Vd 430 m, März 1955 (vgl. Nr. 11). Hier lernte ich die normale Gesangsform kennen. (Photos W. Thönen)

peinlich, sie einmal die alpine hören zu lassen, die sie in ihrer städtischen Umgebung natürlich auch nicht von freilebenden Artgenossen hören konnten. Trotzdem brachten sie später die alpine Form in all ihren Variationen völlig einwandfrei und überaus häufig, während sie die normale nicht besser und echter hervorbrachten als ich selbst, und diese auch bei weitem seltener und in ganz anderer Stimmung hören liessen als die alpine.

Hier in Kürze die wichtigsten Daten: Jugendgesang erstmals am 3. Juli, also im Alter von 16 bis 17 Tagen. Die ersten möglichen Ansätze zum Reviergesang am 21. Juli, eingeflochten in den Jugendgesang, von da an alle paar Tage gehört. Am 9. August ein einigermassen deutliches ziüh (Normalform) im Plaudergesang. Auch dieses folgt nun fast täglich, häufiger als die dühdüh-Strophe. Am 12. August, bei grosser Aufregung wegen des Besuches fremder Personen, singt ein Exemplar eine absolut vollendete dühdüh-Strophe in voller Lautstärke. Von da an Zunahme der düh- und Abnahme der ziüh-Reihen, welch letztere im Gegensatz zu den alpinen Strophen immer stümperhaft und anscheinend mit etlicher Anstrengung hervorgebracht werden. Ab Mitte Januar plötzlich starke Häufigkeitszunahme der alpinen Strophen. Am 16. März erstmals den Pfleglingen die alpine Strophe vorgepfiffen. Das & bleibt stumm und zeigt nur eine gewisse motorische Erregung (wegen eines Vorfalles, der auf Seite 150 noch geschildert wird), das \(\frac{1}{2} \) dagegen wird sehr erregt und bricht schliesslich in den Jugendbettelruf aus. Später reagierte jedoch auch das \(\frac{1}{2} \) in absolut normaler Weise, wenn ich die alpine Form pfiff.

Bemerkenswert ist noch, dass dieses &, das ich bis zum Mai 1958 hielt, mit der Zeit das schimpfende tschäw-tschäw des Haussperlings (Passer domesticus), das pink der Kohlmeise (Parus major) sowie das spizi-dä, dädädädädä der Nonnenmeise (P. palustris) so täuschend nachzuahmen verstand, dass ich nur mit Mühe zu erkennen vermochte, ob sie nun wirklich von meinem Käfigvogel oder von den betreffenden Vögeln selbst kamen, die sich täglich in der Nähe des Käfigs zeigten. Deshalb ist es durchaus möglich, dass auch die unvollendeten ziüh-Strophen Nachahmungen meiner eigenen Imitationen gewesen sind, während die alpinen Strophen entweder ererbt oder aber in den ersten 12 Lebenstagen vom Vater übernommen worden sein müssen.

III. VERBREITUNG DER «ALPINEN» GESANGSFORM

Beobachtungsmethode und Verhalten der Vögel gegenüber «Gesangsattrappen»

Da vorerst nicht bekannt war, ob neben der normalen und der vorläufig nur im Aletschwald festgestellten alpinen Gesangsform irgendwo noch weitere Varianten existierten, galt es zunächst an möglichst vielen verschiedenen Punkten Mönchsmeisen zu verhören. Nach und nach stellte sich heraus, dass keine andern Varianten vorkamen und die beiden sich gegenseitig ausschlossen. Daher wurde das Hauptgewicht der Untersuchungen mehr und mehr auf das Herausfinden der Verbreitungsgrenze der alpinen Form verlegt.

Die Tatsache, dass sich der Rerviergesang der Mönchsmeise, ganz besonders die alpine Form, gut mit dem Munde nachahmen lässt und dass der Vogel auf diese Imitationen überaus leicht anspricht, d. h. meist selber zu singen beginnt und sich dem Standort des Nachahmenden auf ganz kurze Distanz — oft bis auf

einen Meter — nähert, kam mir natürlich sehr zustatten. Manche weite und mühsame Mönchsmeisen-Exkursion wäre ohne Anwendung dieses Tricks erfolglos verlaufen. Daneben gestattete mir die grosse Wirksamkeit dieser akustischen Attrappe aber auch manchen Einblick in sonst schwer zu beobachtende Beziehungen unserer Meise zu Artgenossen und fremden Vogelarten. Mein Vorgehen auf einer Mönchsmeisen-Exkursion war gewöhnlich so, dass ich an allen in Frage kommenden Ortlichkeiten zunächst einen Moment horchte, ob ein singendes Exemplar zu vernehmen war. Wenn nicht, begann ich abwechslungsweise die beiden Gesangsformen zu pfeifen, bis ich Antwort erhielt oder mangels einer solchen annehmen musste, dass hier offenbar keine Mönchsmeisen lebten, und das Experiment nach einer gewissen Strecke wiederholte. Je nachdem, wieweit die Wahrnehmbarkeit meines Pfeifens durch die Geländebeschaffenheit oder durch laute Geräusche (Bergbäche) begrenzt war, schwankten diese Strecken zwischen 50 und 100 Metern, bisweilen auch mehr.

Nun kann natürlich gegen diese Methode eingewendet werden, alle meine durch solche «Provokation» vermittels Nachahmung erlangten Resultate seien hinsichtlich ihrer Aussage über die Gesangsform des betreffenden Vogels nicht zuverlässig, weil der Vogel vielleicht dadurch beeinflusst war, also einfach jene Gesangsform brachte, welche ich ihm gerade vorpfiff bzw. welche er zuerst von mir hörte. Eine solche Beeinflussung ist beispielsweise bei der Tannenmeise (Parus ater) hie und da zu erreichen. Der Gesang dieser Art besteht aus zwei zusammengehängten, ungleich hohen Tönen, die in langen Reihen wiederholt werden. Bei der einen Variante ist der erste Laut etwa ein bis zwei Töne höher als der zweite. Sie tönt wie dideh, dideh oder dihdähdihdäh usw. Bei der zweiten Variante ist der erste Laut tiefer (ebenfalls ein bis zwei Töne) und zugleich aufwärtsgezogen auf die Tonhöhe des zweiten. Sie klingt also wie däidi, däidi. Beide Varianten können vom Individuum beliebig gewechselt werden und sind in ihrer Bedeutung anscheinenn gleichwertig. Nun ist es mir schon wiederholt - aber keineswegs bei allen Versuchen - gelungen, eine singende Tannenmeise durch Vorpfeifen jener Variante, die sie gerade nicht sang, zum Motivwechsel zu veranlassen. GOMPERTZ (1961) hat auch bei der Kohlmeise (Parus major) eine gewisse Tendenz beobachtet, bei einem Gesangsduell eine dem Gesang des Gegners möglichst ähnliche Variante vorzutragen. MARLER (1956, zit. in GOMPERTZ, 1961) stellte ähnliches beim Buchfink (Fringilla coelebs) fest.

Bei der Mönchsmeise konnte ich bis jetzt in fünf Fällen ein singendes Exemplar dazu bringen, von der normalen auf die alpine Form überzuwechseln oder umgekehrt. Hier als Beispiel das zuletzt gemachte Experiment (im Beisein von U. GLUTZ VON BLOTZHEIM):

29. 4. 1962. Im Alviergebiet ob Sevelen/SG, ca. 1340 m, singt ein Vogel mehrere normale Strophen und kommt auf Imitation derselben in unsere Nähe auf eine isoliert stehende sehr kleine Fichte, wo er weiter ziüh-ziüh singt. Gleich darauf gesellt sich ein zweiter, anscheinend das $\mathcal Q$ dazu, worauf der erste eine Zeitlang den klappernden Imponiergesang äussert. Nun pfeife ich einigemale die alpine Gesangsform, und nach einem längeren Schweigen beginnt auch er plötzlich alpin zu singen. (Vgl. Nr. 203, S. 136.)

Ahnlich verhielt es sich in den übrigen vier Fällen. Interessant ist dabei die für unsere Betrachtungen überaus bedeutungsvolle Tatsache, dass sich solche Mischsänger bis heute ausschliesslich dort feststellen liessen, wo die alpine und die normale Gesangsform aufeinanderstossen. Anderswo ist mir dieses Experiment trotz sehr zahlreicher Versuche nie gelungen. In den Auwäldern am Neuenburgersee

habe ich es z. B. seit 1953 unzählige Male umsonst versucht, während sich in den erwähnten paar Fällen der Erfolg z. T. nach wenigen Sekunden, höchstens nach ein bis zwei Minuten einstellte.

Die Tatsache, dass sich die Mönchsmeisen nie innerhalb ihrer Gesangsareale, sondern einzig im Berührungsgebiet derselben zum Wechseln der Gesangsform verleiten liessen, zeigt wohl deutlich genug, wie unveränderlich diese innerhalb ihres Verbreitungsgebietes ist, und dass daher die durch Nachahmung provozierten Gesangsproben ebenso zuverlässig sind wie jene, bei denen die Vögel von sich aus sangen. Trotzdem ahmte ich, um einer solchen Beeinflussung vorzubeugen, überall da, wo keine Gefahr bestand, dass sich der Vogel über Bäche oder andere Geländehindernisse entfernte, bevor ich über seinen Gesang Bescheid wusste, immer zuerst jene Gesangsform nach, welche aller Voraussicht nach 1) im betreffenden Gebiet nicht zu erwarten war: im inneren Alpengebiet die normale, im Flachland die alpine Form. Abgesehen von den erwähnten Ausnahmen im Grenzgebiet ist es mir aber wie gesagt kein einziges Mal gelungen, aus einer Mönchsmeise jene Gesangsform herauszulocken, welche ihrem Aufenthaltsort widersprochen hätte. Vielmehr war es immer sehr auffällig, wie intensiv der Gesang und die allgemeine Erregung einsetzten, sobald ich zur richtigen Form überging, und meist ziemlich bald abflauten, wenn ich wieder «falsch» pfiff. Freilich geschieht es zuweilen, dass ein mit der richtigen Gesangsform zum Singen gereizter Vogel auch dann unentwegt weitersingt, wenn man längst die andere Form pfeift. Aber genau so verhält es sich auch, wenn man überhaupt zu pfeifen aufhört; auch dann singt der einmal zum Gesang gebrachte Vogel noch eine ganze Weile weiter. Sobald einmal der gesangsauslösende Reiz seinen Zweck erfüllt hat, ist es nicht mehr wichtig, ob und wie man weiterpfeift. Man kann höchstens durch Einschaltung einiger richtiger Gesangsstrophen einen neuen Impuls geben, welcher die Dauer des Singens verlängert, bis die Gesangsenergie des Vogels schliesslich so weit erschöpft ist, dass auch diese Impulse nichts mehr nützen.

Es kann nun ausnahmsweise vorkommen, dass auch die falsche Gesangsform auf eine Mönchsmeise bereits gesangsauslösend wirkt. Immer aber singt diese dann in ihrer eigenen und nicht in der ihr vorgepfiffenen Form! Ausserdem kommt sie in solchen Fällen auch nicht mit den sonst üblichen Anzeichen der Erregung und des Suchens herbei, sondern singt einfach dort, wo sie sich gerade aufhält. Bezeichnenderweise hat auf die Imitation der falschen Gesangsform auch noch nie eine Mönchsmeise mit dem Bettelruf, Kontaktruf oder Imponiergesang reagiert. Vor allem aber: auch der Gesang einer ganz anderen Vogelart (oder dessen Nachahmung) kann eine Mönchsmeise zum Singen bringen, genau wie andere Vögel (Buchfinken, Meisen, Goldhähnchen, Baumläufer usw.) oft zu rufen oder gar zu singen beginnen, wenn ich in einem Wald den Gesang von Parus montanus pfeife. Die stimulierende Wirkung nicht bloss arteigener oder anderer Vogelstimmen, sondern auch von lauteren Geräuschen auf die Ruf- und Gesangstätigkeit der Vögel ist allgemein bekannt. Ein Gewehrknall kann die Wasserrallen (Rallus aquaticus) eines ganzen Riedes zum Rufen veranlassen; das Knacken eines Astes, den ich mir zum Überqueren eines glitschigen Steilhanges brach, löste gleichzeitig den Gesang einer Mönchsmeise (P. montanus), einer Tannenmeise (P. ater) und eines Wintergoldhähnchens (R. regulus) aus. Mein Stieglitz (C. carduelis) sang immer

¹⁾ Natürlich konnte ich diese Prognosen erst stellen, als sich die Verbreitung der alpinen Gesangsform nach und nach wenigstens in grossen Zügen abzuzeichnen begann.

am eifrigsten, wenn in der Stube ein angeregtes Gespräch im Gange war oder die Nähmaschine schnurrte, und meine Alpenmeise (P. montanus) sang nie derart laut und pausenlos wie damals, als die Strasse vor dem Haus mit Pressluftbohrern aufgebrochen wurde. Diese Beispiele können beliebig vermehrt werden und zeigen wie das Verhalten der Vögel selbst, dass die gelegentliche Gesangsreaktion einer Mönchsmeise auf die ihr fremde Gesangsform keineswegs als Reaktion auf arteigenen Gesang, sondern auf ein Geräusch schlechthin aufzufassen ist.

Auf die Nachahmung ihrer eigenen Gesangsform kommt eine Mönchsmeise gewöhnlich rasch in nächste Nähe des Nachahmenden, indem sie - sofern sie aus grösserer Entfernung kommt - Zwischenhalte auf Baumwipfeln oder Büschen usw. einschaltet, um dort zu singen und den Standort des vermeintlichen Artgenossen neu zu lokalisieren. Es ist ihrem ganzen Verhalten deutlich anzusehen, dass sie wirklich nach dem Urheber des Gesanges sucht und nicht einfach nur bestrebt ist, sich selber durch Gesang bemerkbar zu machen. Bei jeder noch so kurzen Strophe, die man wieder pfeift, kommt sie sogleich näher und befindet sich auf diese Weise innert kürzester Zeit in den Zweigen dicht über oder neben dem Beobachter, wo sie entweder weiter den Reviergesang bringt oder manchmal zum Imponiergesang übergeht. Man kann bei diesen Experimenten oft recht schöne Beispiele von Phonotaxis beobachten: Der Vogel fliegt von seinem Standort aus meist ziemlich genau in der Schallrichtung, sofern in dieser Richtung überhaupt noch Bäume oder Büsche stehen, d. h. der Nachahmer sich nicht ausserhalb des Waldrandes befindet. Vielfach schiesst sie aber weit über das Ziel hinaus oder was häufiger vorkommt - fliegt nur ein kleines Stück näher. Ist sie zu weit, so korrigiert sie den Fehler, sobald man sich wieder hören lässt, vielleicht abermals zu weit in der andern Richtung, aber die Pendelausschläge werden immer kleiner, und zuletzt befindet sie sich in der Regel auf dem Baum oder Busch, der dem Nachahmenden am nächsten steht. Die Präzision bei dieser Anpeilung hängt natürlich weitgehend davon ab, ob in der Richtung, aus welcher der Vogel die Imitation vernimmt, überhaupt Bäume oder Sträucher vorhanden sind. Steht man mitten in einer baumlosen Lichtung, so wird der Vogel entweder an deren Rand entlang wandern oder - was häufiger der Fall ist - sie mehrmals überfliegen, weil er den Gesang immer wieder von der entgegengesetzten Seite her hört. Gleiche Experimente lassen sich natürlich auch mit allen andern Vogelarten anstellen, welche sich durch ihre Stimme anlocken lassen.2)

Wie unter dem Kapitel «Rufe und Gesang» erwähnt, antworten die PP auf die Nachahmung des Reviergesanges gelegentlich ebenso intensiv wie die O'O', aber entweder mit dem Anschlussruf oder dem Bettelruf, letzteres anscheinend nur zur Fortpflanzungszeit. Eine Annäherung zum vermeintlichen O' hin ist in diesen Fällen nicht immer deutlich zu erkennen und jedenfalls nur selten so auffällig wie bei den O'O'. Dasselbe gilt für junge, ausgeflogene Mönchsmeisen, die eher deutlicher durch Annäherung reagieren als alte PP. Interessant ist ferner, dass einzelne Exemplare auf die Nachahmung ihres Gesanges zwar sofort in die Nähe kommen, aber völlig lautlos und möglichst in Deckung bleibend im Gezweig

²) Eine so verblüffende Präzision in der Schallortung wie beim Rauhfusskauz (Aegolius funereus) habe ich allerdings bis heute bei keiner Vogelart angetroffen. Bei diesem sind aber auch die Ohröffnungen im Schädel so ungleich geformt und angeordnet, dass dieser ein ganz unsymmetrisches Aussehen hat. Durch diese Asymmetrie wird die Fähigkeit des Ortens gewaltig erhöht.

herumhuschen. Selbst wenn man jetzt ihren Gesang weiterhin ununterbrochen pfeift, geben sie keinen Laut von sich, sondern kommen höchstens vorsichtig auf die Zweige der Äste heraus und suchen mit gerecktem Hals nach dem Sänger, um dann vielleicht später, nach zwei bis drei Minuten, ebenso lautlos zu verschwinden oder ganz unerwartet doch noch in lauten und langanhaltenden Reviergesang auszubrechen. Die Gründe dieses Verhaltens sind mir noch nicht ganz klar.

Beim Reviergesang sucht sich die Mönchsmeise gerne — wenn auch nicht immer — eine freistehende Warte aus. Der Kopf wird etwas gereckt, wodurch der schwarze Kehlfleck auffallend vergrössert wird. Zugleich werden meist auch die besonders bei der Alpenmeise silbrigweissen Wangen leicht herausgedrückt, so dass der Sänger von vorne ein kontrastreiches schwarz-weisses Bild bietet. Dieses Verhalten — Aufsuchen hervorragender Singwarten, Zurschaustellen auffälliger Farbmuster — entspricht demjenigen des Rotkehlchens (Erithacus rubecula) (LACK, 1943) wie auch der meisten andern in dieser Hinsicht schon untersuchten Vogelarten.

Im Gegensatz zum Reviergesang sucht sich die Mönchsmeise beim Imponiergesang keine besondere Stelle aus, sondern klappert einfach dort, wo die entsprechende Situation gerade eintritt. Oft bauscht der Vogel dabei sein Körpergefieder etwas auf, hält die Flügel leicht vom Körper abstehend, breitet bei extremer Erregung auch den Schwanz aus, hält sich in ungewöhnlich aufrechter, oft auch seitlich hängender Stellung an den Zweigen und hüpft in merkwürdig steifen, kurzen Sprüngen von Zweig zu Zweig, wobei er den Kopf ganz flach und breit drückt, den Schnabel in die Längsachse des Körpers richtet und dem Gegner immer möglichst viel von seiner schwarz-weissen Kopfzeichnung — insbesondere der Kehle — zeigt. Während die aufgebauschte Haltung mehr allgemeine Kampfstimmung auszudrücken scheint, ist das Drohverhalten mit aufwärtsgerichtetem Kopf deutlich auf den betreffenden Artgenossen hin gerichtet. Eine genauere Beschreibung und Deutung der verschiedenen, hier nur kurz angedeuteten Verhaltensweisen bleibt einer späteren Studie vorbehalten. Für vorliegende Arbeit genügt es, zusammenfassend folgendes festzuhalten:

- 1. Innerhalb des Areals jeder der beiden Gesangsformen wird die andere Form weder spontan noch auf Provokation hin gesungen.
- 2. Im Berührungsgebiet der beiden Gesangsformen kann dagegen ein Vogel durch Imitation zum Überwechseln von einer Form auf die andere veranlasst werden. In einem Fall geschah dies sogar ohne Provokation (siehe Nr. 202, S. 136).
- 3. Eine Mönchsmeise kann zwar durch Nachahmung der ihr fremden Gesangsform ausnahmsweise auch zum Singen gebracht werden. Sie tut dies aber abgesehen von den den unter (2) erwähnten Fällen immer nur in ihrer eigenen Gesangsform. Auch die Nachahmung anderer Vogellieder, z. B. desjenigen der Tannenmeise (Parus ater), kann dieselbe Wirkung haben, so wie andere Vögel bisweilen bei Nachahmung des Mönchsmeisengesanges zu singen beginnen.
- 4. Auf Imitation der eigenen Gesangsform reagieren die Mönchsmeisen in der Regel sehr rasch und intensiv, indem sie selber den Reviergesang in selteneren Fällen auch den Imponiergesang anstimmen und in die Nähe des Nachahmers kommen, oder indem sie den Jugendbettelruf oder den Anschlussruf hören lassen und sich ebenfalls oft dem Beobachter nähern.
- 5. In einigen Fällen erfolgt aus noch nicht bekannten Gründen zwar eine Annäherung, aber überhaupt kein Gesang, oder dieser wird erst nach längerem, lautlosem Umherhüpfen in der Nähe des Nachahmers geäussert.

6. Die durch Imitation erwirkten Gesangsäusserungen der Mönchsmeise, welche in vorliegender Arbeit verwertet werden, sind daher hinsichtlich ihrer Aussage über die Gesangsform ebenso zuverlässig wie jene, bei welchen der Vogel sein Lied von sich hören liess.

Das Beobachtungsmaterial

Mit jeder erfolgreich verlaufenen Mönchsmeisen-Exkursion kristallisierte sich das Verbreitungsbild der alpinen Gesangsform deutlicher heraus, und auch von andern Beobachtern, welche über den Unterschied zwischen den beiden Liedern orientiert worden waren, liefen Meldungen ein, welche dieses Bild bestätigten und ergänzten. Schon bei diesen persönlichen Mitteilungen, vor allem aber bei den Literaturangaben zeigte sich allerdings auch die enorme Variationsbreite der menschlichen Interpretation ein und desselben Lautes. Wenn ein Engländer den Gesang mit piu-piu-piu, ein Franzose mit tieu-tieu, ein Deutscher mit ziühziüh-ziüh oder zie-zie und ein Schwede mit tiy-tiy-tiy wiedergibt (im Schwedischen wird y wie ü ausgesprochen), so wird selbst der weniger Geübte erkennen, dass es sich überall um dasselbe Lautgebilde, nämlich um die normale Form handeln muss. Wenn aber aus einem bestimmten Gebiet der eine Beobachter den Mönchsmeisengesang mit ti-ti-ti oder di-di-di, der andere hingegen mit thiö-thiöthiö oder djü-djü-djü angibt, so könnte man meinen, hier kämen beide Gesangsformen nebeneinander vor. In Wirklichkeit zeigte sich jedoch in diesen Fällen bei der Nachprüfung, dass es sich immer um die alpine Form gehandelt hatte, die bloss von den verschiedenen Beobachtern ganz anders wiedergegeben worden war. Gewöhnlich war aber aus den mir mitgeteilten oder in der Literatur enthaltenen Gesangsangaben die Gesangsform deutlich zu erkennen.3) Es blieben ein paar wenige Fälle scheinbaren Widerspruchs, und diese dürften wahrscheinlich nur auf unterschiedlicher Lautbeschreibung beruhen.

In der nachfolgenden Zusammenstellung wird, soweit es sich um meine eigenen Beobachtungen handelt, auch der Biotop kurz beschrieben, in welchem die singenden Vögel festgestellt wurden. Dieser mag vielleicht nicht in allen Fällen mit dem engeren Brutbiotop identisch gewesen sein. Immerhin stammt der Grossteil der Beobachtungen aus den Monaten April bis Juni, zu welcher Zeit sich doch die meisten Mönchsmeisen an ihren Brutplätzen befunden haben dürften. Da mich in erster Linie die Stimme und nicht die ökologischen Ansprüche der Mönchsmeise interessierten, unterliess ich es leider vor allem in der ersten Zeit, die Biotope pflanzensoziologisch möglichst genau anzusehen und zu beschreiben und begnügte mich mit Aufzeichnungen über ihr allgemeines Erscheinungsbild wie Art, Dichte und (sehr vage) Alter der Bäume usw. Immerhin vermögen auch diese unvollständigen Angaben einen gewissen Überblick über die Ansprüche, welche die Mönchsmeise an ihren Biotop stellt, zu geben.

³⁾ Es hat sich gerade hier wieder einmal gezeigt, wie eine im Augenblick sehr nebensächlich scheinende, präzise Angabe über irgend eine Feststellung später plötzlich sehr wertvoll sein kann, wenn sich ein anderer Bearbeiter mit der betreffenden Frage befasst. Wie unwichtig, ja überflüssig mag einst manchem Leser einzelner Mönchsmeisen-Publikationen der Hinweis erschienen sein, dass dort oder da eine Alpenmeise üüüüügsungen habe. Heute aber machen diese Literaturangaben wenigstens für das östliche Alpengebiet einen wesentlichen Teil meiner dortigen Unterlagen aus!

A. Beobachtungsorte mit normaler Gesangsform

Eigene Feststellungen

- a. Französischer und schweizerischer Jura 4)
- 1. Col du Sac (Gd. Credo/France) 1250 m, 7. 6. 62. Unterwuchsarmer, südostexponierter Mischwald aus Buche, Weisstanne und Fichte mit stellenweise nacktem Felsboden. Viele morsche Stämme.
- 2. Mont Rond (Col de la Faucille/France) 1500 m, 6. 6. 62. Ostexponierter Fichtenwald mit einigen von Weide und Birke bewachsenen Flächen.
- 3. La Barillette (St. Cergue/Vd) 1520 m, 5. 6. 62. Von Fichtenwald umschlossene, grasige Bergkuppe mit zerstreuten Gruppen jüngerer und alter Fichten. Morsche alte und junge Stämme in kleiner Zahl.
- 4. La Bassine (Bassins/Vd) 1260 m, 5. 6. 62. Mit Fichten und Buchen bestandene felsige Rippe; vorgelagert Reihen und Gruppen von jüngeren Fichten. Morsche Buchenstämme mit Löchern gefunden.
- Col du Marchairuz/Vd 1370 m, 5.6.62. Locker mit Fichten und Fichtengruppen bestandes Jura-Weidegebiet, mit grösseren, gemischtaltrigen Fichtenbeständen abwechselnd. Eingestreut einzelne Buchen und Weiden. Morsche Stämme (Weiden, Holunder) vorhanden.
- 6. Col du Mollendruz/Vd 1100—1150 m, 20.3.55. Fichten-Buchenwald mit eingesprengten Bergahornen auf steinblockreichem Boden, stellenweise Erlen. Vielfach krüppliger Wuchs, aber wenig Unterholz.
- 7. La Vaux (Fleurier/Ne) 1430 m, 31.5.62. Ehemalige Waldbrandfläche mit zahlreich stehenden Baumleichen und neu aufkommendem Jungwuchs (Weiden, Buchen, Holunder, Mehlbeere usw.). Morsches Holz im Überfluss, geschlossene Fichtenwaldbestände ringsum.
- 8. Tête de Ran/Ne 1250—1400 m, 7. 5. 54. a) Fichtenwald auf Berggrat, an Lichtungsrändern dichter Fichtenjungwuchs (1400 m); b) krüppelwüchsiger Bestand aus Erlen, Buchen und Bergahorn auf feuchter, geröllreicher, südostexponierter Halde, nach oben hin in Fichtenwald übergehend, (1250 m).
- 9. Chasseral/Be 950—1400 m, 21.3.54 und mehrere spätere Daten. Südostexponierter Bergwald; stellenweise reine Fichtenbestände, in denen die Meise besonders die parkartig aufgelockerten Jungfichtengruppen aufsuchte, andernorts etwas krüppelwüchsige Bestände des Tannen-Buchenwaldes mit eingesprengten Bergahornen und viel morschem Unterholz.
- b. Mittelland und schweizerische Voralpen
- 10. Yverdon/Vd (Neuenburgersee) 430 m, 5.6.62. Auwald aus Birke, Erle, Weide, Esche, Föhre, Fichte und Pappel. Sehr viel Unterwuchs. Als Ausschlagwald reich an morschen Stubben.
- 11. La Sauge/Vd (Neuenburgersee) 430 m. Erstmals am 3. 4. 49 und seither unzählige Male die normale Gesangsform gehört. Ausgedehntes, buschwaldartiges Auwaldgebiet (Niederwald) mit einzeln oder gruppenweise stehenden Überhältern. Vorwiegend Birke, Weide, Pappel, ferner Erle, Liguster, vereinzelt Esche, Eiche, Föhre und Fichte. Stark mit Schilf durchsetzt. Boden teils sandig trocken (Seedüne), teils torfig feucht. Einzelne Tümpel und Wassergräben. Zahlreiche morsche Stubben. Die Auwälder östlich des Broyekanals haben weniger Unterholz und sind einförmiger (Fichte-Birke mit einzelnen Föhren, Eschen, Pappeln und Erlen). Hier fand sich eine Bruthöhle in einem fast reinen, dichten und düsteren Fichtenstangenholz, und zwar in einer abgestorbenen jungen Föhre.

⁴⁾ Da die einzelnen Fundorte auf der Karte nicht numeriert werden können, werden sie in der Reihenfolge von West nach Ost aufgezählt, um dem gebietsunkundigen Leser das Auffinden zu erleichtern. Die Höhenangaben beziehen sich immer auf den Beobachtungsort selbst und nicht etwa auf die Höhe der als Ort angegebenen Berggipfel oder Ortschaften.

12. Blumenwald ob Heiligenschwendi b. Thun/Be ca. 1250 m, 18.7. 54. — Junger, dichter Fichtenbestand am Unterrand eines grossen, südexponierten Bergwaldes; durchsetzt

mit Weiden, Erlen und Eschen.

13. Stalden ob Heiligenschwendi b. Thun/Be ca. 1140 m, 8. 2. 59, 16. 4. 61. — Unterrand eines steilen, ostexponierten Waldes aus Fichte und Tanne sowie vereinzelten Buchen. Den Vogel meist in den vorgelagerten Jungwuchsgruppen aus Fichte, Birke, Lärche und Erle getroffen. Feuchtes Quellhanggebiet.

14. Beatenberg/Be (Thunersee) 1220—1300 m, 14.3.54 und spätere Daten. — Untere Rand- und Vorlandzone eines geschlossenen Bergwaldes, parzellenweise aufgelockert, mit Baumreihen aus Bergahorn, Esche, Birke und Kirschbaum sowie vielen jüngeren

Fichten. Südexponiert.

15. Niederhorn ob Beatenberg/Be 1600—1860 m, 24. 4. 60 und spätere Daten. — Südexponierter Bergwald mit einzelnen grösseren, z. T. hochmoorartigen Lichtungen. Da und dort Fichte dominierend, stellenweise jedoch reine trockene oder moorige Bergföhrenwälder. Die Meise vor allem in der Kampfzone (viel morsche Stämme!) und in den randständigen Jungfichtengruppen sowie in einem von Jungfichten und viel Alpenrosengesträuch durchsetzten Legföhrenbestand angetroffen, ohne dass sie jedoch den älteren Beständen gefehlt hätte.

16. Schallenbergpass (Ob. Emmental) Be 1170 m, 1.4.62. — Offenes Wald- und Weidegebiet. Fichte und Tanne, vereinzelt Buche. Feuchtbödig. Die einzelnen Waldflächen

durch Fichten- und Tannenreihen verbunden. Südexponiert.

- 17. Rotmoos b. Schangnau (Ob. Emmental) Be 1150—1200 m, 28.3.59 und 16.4.60. Flaches bis leicht nach N geneigtes Hochmoor, lückig oder licht bestanden mit Fichte, Birke, Bergföhre; stellenweise Erlendickichte. Morsches Holz besonders bei Birken vorhanden.
- 18. Grünenbergpass (Habkerntal) Be 1550 m, 31.3.57. Teils flacher, teils stark südexponierter Bergwald aus Fichte und Föhre, etwas lichter Bestand. Zerstreut Jungwuchs, morsche Stämme.
- 19. Hohgant (Ob. Emmental) Be 1700—1850 m, 10.7.60. Teils offen oder lückig stehender, teils geschlossener, südexponierter Bergwald, vorwiegend aus Fichte, lokal Föhre vorherrschend. Stellenweise mooriger Untergrund. Einzelne Weiden. Viele morsche Stämme.
- 20. Napf (Emmental) Be 1200—1300 m, 3.4.55. Lichtungsreicher, mit Erlen, Weiden und einzelnen Birken sowie Bergahornen durchsetzter Gratfichtenwald. Feuchte Quellhänge mit Jungwuchs und morschem Holz.
- 21. Kemmeriboden (Ob. Emmental) Be 1300 m. a) 27.3.59: Steiler, südexponierter Fichten-Bergwald auf trockener, steiniger Halde. Am Rand dichte Jungfichtenhorste. b) 23.7.55: Locker stehende, ältere und junge Fichtengruppen auf sehr morastigem Untergrund. Sehr wenig Jungwuchs vorhanden.
- 22. Schlierengrat (Entlebuch) Lu 1650 m, 20. 4. 62. Bewaldeter Berggrat, auf der sehr steilen Westflanke mit Jungfichten, Weiden und Zwergstrauchvegetation bewachsen, sanftere Ostflanke inkl. Grat mit altem Fichtenwald. Viel morsches Holz.
- 23. Dundel ob Lungern/OW 1400 m, 13.5.62. SE-exponierter Steilhang, licht bewachsen mit jungen und alten Fichten, Bergahorn, Hasel sowie vereinzelten jungen Weisstannen. Morsches Holz vorhanden.
- 24. Mederenwald am Riedmattstock/OW 970 m, 19.6.55. Feuchter, von Entwässerungsgräben durchzogener, ziemlich flacher Wald aus Fichte, Tanne, Buche und Esche, durchsetzt mit vielen Weiden.
- 25. Pilatus (Südostflanke) OW 1360 m, 9. 5. 54. Obere Randzone eines alten, hier etwas aufgelockerten Bergwaldes aus Fichten. Sehr wenig Jungfichten.
- 25a. Nach Fertigstellung des Manuskripts stellte ich im Gebiet zwischen Riedmattstock (24) und Pilatus (25) noch an zwei weiteren Stellen die normale Gesangsform fest.
- 26. Bachtel/Zh 1100 m, 24.5.62. Mit Krautschicht und Jungwuchs (Buche, Fichte, Lärche, Tanne, Erle und Weide) dicht bewachsener Kahlschlag inmitten eines geschlossenen Fichten-Buchen-Weisstannen-Mischwaldes.
- 27. Schwägalp/SG 1280 m, 29. 4. 62. Lückiger, jüngerer Fichtenwald, angrenzend ältere, geschlossenere Bestände. Sumpfiger, von Entwässerungsgräben durchzogener Boden. Einzelne Eschen und Birken.

- 28. Stein-Gamplüt b. Wildhaus/SG 1380 m, 29.6.58. Jungwuchsreicher, steiler Mischwald aus Fichte, Buche und Bergahorn, südexponiert.
- Hinterlegi ob Wartau/SG 1400 m, 28. 4. 62. Sumpfige, mit Erlen bestandene Lichtung in geschlossenem Fichten-Weisstannenwald.

c. Ausland

- 30. Trebević bei Sarajevo (Jugoslawien), 28. 5. 56. a) Mischwald aus Weisstanne, Buche, Esche in schluchtartigem Tal. Viel Jungwuchs, 1200 m. b) nordexponierter Kahlschlag in reinem, steilem Fichtenwald, mit vielen morschen Strünken und stellenweise üppigem Gebüsch, 1500 m.
- 31. Tenokoti bei Karigasniemi (Finn. Lappland), 130 m, 24. 6. 60. Lichter, jungwuchsreicher Birken-Kiefernwald in Flussnähe.

Angaben aus der Literatur oder aus persönlichen Mitteilungen

a. Schweiz

- 32. La Vraconne b. Ste. Croix/Ne 1120 m, 14.5.62. Fichtenbestand auf kleiner Felsrippe am Rande eines Moores. Kein Jungwuchs. (U. GLUTZ, mündl.)
- 33. La Sagne b. Bellelay (Berner Jura) 940 m, 19.7.53. Moorwald aus Birken und einzelnen Fichten, stellenweise Föhren mit dichter Heidelbeerstrauchschicht. Viel stehendes Wasser. (AMANN, 1954)
- 33a. Berner Jura: Am Etang de la Gruyère 1000 m in den Jahren 1954 und 1958 sowie am Moron ca. 1300 m, 9. 5. 54. (F. AMANN, mündl.)
- 34. Häftli b. Büren a. A./Be 430 m. Auwald, Weiden dominierend, daneben Erlen, Birken und einzelne Föhren, an Altlauf. (W. HERTIG, mündl.)
- 35. Allschwilerwald b. Basel 350 m. Feuchter Eichen-Hagebuchenwald mit Erlen, Birken, viel Unterwuchs. (AMANN, 1954)
- 36. Wettingen/Ag 380 m, 3. 4. 59. Kleiner Auwald an Stausee, aus Weide, Eiche, Birke und Buche. Nur einmaliges brutverdächtiges Vorkommen eines Paares. (J. KÜHN, aus Artdossier «Die Brutvögel der Schweiz»)

b. England

- 37. Marley Wood b. Oxford. «A clear penetrating piu-piu-piu». (FOSTER & GODFREY, 1950)
- 38. «... Repetition of a word "tchu"...» (WALPOLE-BOND, 1931)
- 39. «Che-er, che-ah» (idem, Brit. Birds 25: 31)
- 40. «Piu-piu-piu, much like... song of Wood-Warbler...» (WITHERBY et al., 1940)

c. Frankreich

- 41. La Dombes (Ain). «Dziu-dziu-dziu-dzi». (JOUARD, 1937)
- 42. Côte d'Or (Dijon). Gesang wie La Dombes. (idem)
- 43. Colomby de Gex (Ain), 23. 5. 57. «tieu-tieu-tieu» (P. GÉROUDET, briefl.)
- 44. Blâmont (Lothringen). «Zijä zijä zijä, züjä züjä züjä, djü djü djü» usw. (STRESE-MANN, 1918a)

d. Deutschland

- 45. Illerauen b. Kempten (Allgäu) ca. 660 m. «Tiefland- (Normal-)form gehört.» (A. STINGELIN, briefl.)
- 46. Wurzacher-Ried (Ob. Schwaben). (R. KUHK und H. LÖHRL, briefl.)
- 47. Hilpoltstein (Mittelfranken). «Ziüh-ziüh-ziüh». (A. REINSCH, briefl.)
- 48. Schlesien, z. B. Pless und Gleiwitz. «Tjye tjye tjye». (NATORP, 1905)
- 49. Hannover. «Zie zie zie» oder auch «tschie tschie tschie». (RINGLEBEN, 1937)
- 50. Reipzig b. Frankfurt a. Oder. «Züe züe». (STEIN, 1928)
- 51. Pfalz (Leimersheim, Sondernheim, Wörth, Otterstadt). «Tje tje tje oder fast flötend tjü tjü, ziü ziü ziü». (BERTRAM, 1905 und 1908)

- 52. Oberrhein bei Basel (Rheinweiler, Istein usw.). «Djü, djü» usw. (A. MASAREY, unveröffentl. Notizen)
- 53. Ostpreussen. «Tjü-tjü-tjü, tji tji tji ...». (TISCHLER, 1941)
- 54. «Tiye tiye tiye» (salicarius); «tschi-tschi-tschi» (rhenanus). (HARTERT, 1910)
- 55. «Zijä zijä zijä zijä oder, als Variante, djü djü djü». (NIETHAMMER, 1937)
- 56. «Tschih tschih (= tjih tjih tjih)». (KLEINSCHMIDT, 1912/1922)
- 57. Kaiserstuhl (Freiburg i. Br.). (G. THIELCKE, briefl.)
- e. Österreich
- 58. Klosterneuburger-Au b. Wien. «...sang eifrig die djü-Strophe...» (TOMEK, 1942)
- 59. Schneeberg (niederösterr. Kalkalpen). (H. FRANKE, briefl.)
- 60. Rax (niederösterr. Kalkalpen). (idem)
- 61. Donauauen (niederösterr. Waldviertel). (idem)
- f. Norwegen
- 62. «... Piuu piuu piuu, with a marked i before u, very similar to Phylloscopus sibilatrix». (S. HAFTORN, briefl.)
- 63. «Zija zija zija oder djy djy djy» (y = deutsches ü). (LÖVENSKIOLD, 1947, S. 180)
- g. Schweden
- 64. «Tju-tju-tju». (KOLTHOFF & JÄGERSKIÖLD, 1926)
- 65. «Wiederholt und pfeifend tji-tju-tju-tju...» (HENRICI, 1942, S. 307)
- 66. «Tjy tjy tjy» (y = deutsches ü). (SÖDERBERG, ARMINGTON & LUNDIN, 1951, S. 39)
- 67. «Tji-é, tji-é, tji-é...» (DURANGO, 1944)
- 68. Der auf der Schallplatte von SVERIGES RADIO «Radions Fagel Skivor» wiedergegebene Mönchsmeisengesang stimmt genau mit dem aller andern von mir verhörten, normal singenden Vögel überein.
- 69. C. F. LUNDEVALL fiel anlässlich unserer gemeinsamen Lötschental-Exkursion im Juni 1954 (Intern. Orn. Kongress) der für ihn völlig neue Gesang der dortigen Alpenmeisen auf, während er in meiner Imitation der Normalform sofort die in Schweden zu hörende Weise wiedererkannte.
- h. Russland
- 70. «Des sifflements sonores et propres tiou-tiou que se répètent parfois jusqu'à 5-6 fois incessant...» (PROMPTOFF et al., 1940, S. 108)

B. Beobachtungsorte mit alpiner Gesangsform

Eigene Feststellungen

- a. Schweizerische Nordalpenzone⁵)
- 71. Schweinsberg/Fr 1300—1500 m, 3.7.58. Vorwiegend junger, z. T. dichter Fichtenwald auf sumpfigem, W-exponiertem Hang.
- 72. Lauenen/Be 1200—1300 m, 29. 6. 54 und 5.—12. 6. 55. a) Fichtenwald an mit Weiden und Erlen bestandenem Bergbachufer (von hier stammten meine Aufzuchtvögel); b) sumpfige Weiden-Erlen-Wäldchen, allmählich in trockenere, mit Fichten gemischte Bestände übergehend. Viele morsche Stämme.
- 73. Zweisimmen-Schönried/Be 1100 m, 28. 3. 54. Mit Fichten, Erlen und Eschen bewachsenes Bachtobel.
- 74. Klus bei Schwarzenmatt (Simmental) Be 1600 m, 17.3.57. Lockerer Bestand aus Fichte und Föhre sowie einzelnen Birken auf steiniger, südexponierter Halde, am Rande einzelne Weiden.

⁵) Vergleiche Fussnote 4, Seite 127.

- 75. Schwarzenbühl/Be 1200 m, 24. 4. 54 und spätere Daten. Lückiger Bestand und lose Gruppen von Fichten auf etwas feuchter, nordexponierter Alpweide, umschlossen von Fichtenhochwald.
- 76. Selibühl-Gurnigel/Be 1500—1600 m, 25. 7. 54 und spätere Daten. Ausgedehnter, seinerzeit aufgeforsteter Föhren- und Fichtenwald, teils sehr dicht, teils mit lichten, sumpfigen Stellen, auf denen Weiden stehen. Einzelne Bergahorne. Morschholz vorhanden.
- 77. Langenegg-Grat ob Blumenstein/Be 1000 m, 6. 8. 61. Steiler, nordexponierter Fichtenwald, mit Buchen und Eschen am Rande, vorgelagert einige Birken. Wenig Jungwuchs.
- 78. Schwarzenberg (Diemtigtal) Be 1300 m, 13. 3. 60. Steiler, SE-exponierter Fichtenwald, mit Bergahornen durchsetzt, am Rand dichte Jungfichtengruppen, vorgelagert einzelne alte Fichten.
- 79. Simmenfluh ob Reutigen/Be 1300 m, 5.7.59. Nordexponierter, steiler Fichtenwald, an Alpweide grenzend, mit vorgelagerten jüngeren Fichtengruppen, am Rande stellenweise Jungwuchs.
- 80. Niesen (Ostflanke) Be 1300 m, 27. 6. 54. Junge Mischbestände aus Fichte, Weide und Erle an steilen Bergbachtobeln.
- 81. Faltschenwald ob Reichenbach/Be 1400 m, 12.7.59. Westexponierter Fichtenhochwald, durchsetzt mit Bergahorn und kleinen Beständen junger Fichten. Viel morsches Holz.
- 82. Goldernhorn (Kiental) Be 1600 m, 20. 6. 54. Unterholzreicher, südexponierter, sehr trockener Fichtenwald. Morsche Stämme häufig.
- 83. Kandersteg/Be 1300 m, 29.3.53. Jüngerer Fichten-Föhrenwald auf Schuttfeld eines Bergbaches, stellenweise Dickichte bildend. Am Bachufer viele Erlen.
- 84. Gasterntal/Be 1430 m, 23.7.61 und 21.7.62. a) junger, schütterer Fichtenbestand an südexponierter, steiniger Berghalde; b) dichter Weiden-Erlen-Buschwald mit eingestreuten jungen Fichten und einzelnen Föhren auf sumpfigem Talboden zwischen Flussarmen.
- 85. Greberegg ob Leissigen (Thunersee) Be 1470 m, 1. 10. 61. Alter Fichtenwald an S-exponiertem Hang, mit Lichtungen und heckenartigen Verbindungsstreifen aus Jungfichten und einigen Weisstannen.
- 86. Breitlauenen ob Interlaken Be 1400 m, 23.6.57. Unterholzreicher, steiler Fichtenwald, an Abbruchrand etwas Weidengebüsch.
- 87. Grindelwald/Be 1300 m, 25.4.54. Unterrand eines älteren, südexponierten Fichtenwaldes, am Saum viele Jungfichten und Weiden, vorgelagert einzelne Fichten, Birken und Eschen.
- 88. Axalp (Brienzersee) Be 1320 m, 17. 6. 62. Steiler, W-exponierter Fichtenwald, am Rand aufgelockert und durchsetzt mit Eschen und Weidenbüschen, vorgelagert Bergahorne.
- 89. Brünigpass/Be 1100 m, 9.5.54. Fast reiner Buchenwald, vorwiegend dichter Jungwuchs mit einzelnen alten Buchen. Nur vereinzelte Fichten jüngeren Alters.
- 90. Balisalp (Hasleberg) Be 1600 m, 14.9.58. Fichtenhochwald mit einzelnen Jungfichtenbeständen.
- 91. Reuti (Hasleberg) Be 1100 m, 8.5.54. Laubmischwald aus Buche und Bergahorn, mit einigen Eschen. Unterwuchs vorwiegend aus Hasel. SW-exponiert.
- 92. Flösch (Haslital) Be 950 m, 8.5.54. Buchenwald mit Lärchen und Fichten auf trockener, steiniger, SW-exponierter Halde. Wenig Jungwuchs. Bergbach in der Nähe.
- 93. Handegg (Haslital) Be 1410 m, 22. 6. 59. Junger, lückiger Fichtenwald auf block-reichem, ostexponiertem Hang, mit viel totem Holz.
- 94. Rudenzerberg ob Giswil/OW 1200 m, 19.6.55. Steiler, ostexponierter Mischwald aus Fichte, Buche und Weisstanne sowie einigen Bergahornen, Jungwuchs spärlich.
- 95. Schild (Melchtal) OW 1150 m, 1.7.62. Südexponierter Fichtenhochwald mit vereinzelten letzten Buchen und Weisstannen. Fast kein Jungwuchs, aber ein morscher Stamm mit vermutlicher Bruthöhle vorhanden. Üppige Krautschicht aus Farn und Milchlattich auf feuchtem Boden.

- 96. Schwendifluh bei Kerns/OW 13.5.62. a) 1460 m, Fichtenhochwald mit Jungfichtengruppen und viel morschen Stümpfen, einzelne kleine Lichtungen mit Erlen und Weiden. b) 1220 m, jüngerer dichter Fichtenbestand mit Ahorn- und Haselgebüsch, umgeben von Fichtenhochwald.
- 97. Stanserhorn/NW 1350 m, 4.6.55. Gemischter Hochwald aus Fichte, Weisstanne und Buche, unterwuchsarm, nordexponiert.
- 98. Bannalp/NW 1600 und 1160 m, 7.7.62. a) Westexponierter Steilhang, locker mit jungen Fichten bestanden. b) Fichtenwald mit einzelnen Bergahornen, Buchen und kleinen Eschen, angrenzend Buscherlenfläche.
- 99. Rigi 1650 m, 3. 6. 55. Alpweidegebiet mit locker oder gruppenweise stehenden alten sowie vereinzelten jungen Fichten, ostexponiert.
- 100. Rossberg ob Goldau/Sz 1200 m, 23. 5. 62. Untere Randzone eines Fichtenwaldes mit Weisstannen und Buchen; einem Bachtobel entlang Jungwuchs aus Erle, Buche, Fichte, Weisstanne und Wacholder.
- 101. Kleiner Auberg/Sz 1450 m, 23. 5. 62. Steiler, westexponierter Hang mit licht stehenden, teils krüppligen alten und jungen Fichten. Morsche Stämme vorhanden (Paar beim Nestbau).
- 102. Richisau (Klöntal) Gl 1300 m, 30.6.57. Nordexponierter Mischwald aus Fichte (dominierend), Buche, Bergahorn, Esche und Erlengebüsch, stellenweise jungwuchsreich.
- 103. Schwändelen (Wägital) Sz 1200 m, 27. 5. 62. Steiler, westexponierter Hang mit Fichten, Buchen, Weisstannen, einzelnen Kirschbäumen und ziemlich viel Unterwuchs.
- 104. Mullerenberge (Fronalpstock) Gl 1300 m, 23.5.62. Kleinerer, kranker Bestand junger Bergahorne und einiger Weiden mit viel morschem Holz und üppiger Krautschicht, umschlossen von Fichtenhochwald auf blockübersätem Boden.
- 105. Tannenboden ob Flums/SG 1420 m, 29.6.58. a) Jungwuchs aus Buche, Fichte, Birke und Erle an W-exponiertem Steilhang; b) lichter Fichtenwald jüngeren und mittleren Alters auf flacher, teils mooriger Alpweide.
- 106. Triesenberg ob Vaduz (Liechtenstein) 1070 und 1320 m, 29. 4. 62. Dichte, jüngere Aufforstungen aus Fichte und Lärche, einige Überhälter darin, westexponiert. Auf 1320 m auch Föhren dabei. Vereinzelte Büsche (Holunder, Esche) am Rande.

b. Wallis, Tessin und Graubünden

- 107. Pfynwald bei Sierre/Vs 570 m, 26.5.57. Lockerer, junger Bestand aus Birke, Föhre und Fichte an nordexponiertem, steinigem Berghang.
- 108. Leuk/Vs 900 m, 20. 4. 57. Trockener, südexponierter Mischwald aus Föhre, Lärche und Fichte; in der Randzone etwas Gebüsch und Jungwuchs.
- 109. Niedergesteln/Vs 635 m, 29. 3. 53. Steiler, mit Fichten, Föhren, Weiden, Birken und Erlen karg bewachsener Berghang am Rande der Rhonetalsohle, N-exponiert.
- 110. Turtig-Raron/Vs 635 m, 29.3.59. Obstgarten, umsäumt von Kopfweiden, Erlen und Pappeln in lockeren Reihen.
- 111. Fafleralp (Lötschental) Vs 1800—1900 m, 7.—12. 6. 54. Sowohl ältere, lichte Lärchenwälder als auch geschlossener oder lichter Fichtenwald verschiedenen Alters.
- 112. Brig/Vs 870 m, März 1953. Jungwuchs aus Fichten, Föhren, Weiden und Eschen am Unterrand eines grossen, N-exponierten Fichtenwaldes.
- 113. Aletschwaldgebiet/Vs 1600—2000 m, 19.—30. 6. 52 (hier erstmals die alpine Gesangsform gehört). Subalpiner Lärchen-Arvenwald, stellenweise sehr licht, mit Alpenrosen-Heidelbeergesträuch; auf Moränenschutt auch mit Birke und Weiden vermischt. NW-exponiert.
- 114. Oberwald im Goms/Vs 1370 m, 14. 7. 62. Lärchen-Weidewald ohne Verjüngungen. Angrenzend Erlen-Weidengebüsch an Flussufer.
- 115. Airolo/Ti 1200 m, 11. 4. 55. Jungwuchsarmer Hochwald aus Fichte und Lärche, SW-exponiert.
- 116. Bosco Grande (Faido) Ti 1600 m, 27. 5. 61. Lichter Lärchen-Fichtenwald, einzelne Birken, wenig junges, aber viel morsches Holz.

- 117. Campello (Faido) Ti 1500 m, 11. 4. 55 und 26. 5. 61. a) Jungwuchsarmer Lärchen-Fichtenwald, angrenzend Hecken aus Hasel, Erle und Weide. b) Junger Lärchenbestand mit eingestreuten Fichten.
- 118. Alpe Cardada ob Locarno/Ti 1700 m, 3.6.55 und 25.5.61. a) lichter Bestand alter und junger Birken auf ginsterbewachsenem, südexponiertem Hang. b) Mischwald aus Weisstanne und Buche, angrenzend an Jungwuchsfläche mit dichtem Birkenbewuchs, in der Nähe auch Lärchen- und Birkenwald.
- 119. Lenzerheide/Gr 1500 m, 7.4.62. Ein vom geschlossenen Fichten-Lärchen-Hochwald isolierter, junger und dichter Lärchenpflanzbestand mit einzelnen Jungfichten.
- 120. Savognin am Julierpass/Gr 1200 m, 9. 4. 62. Randzone eines W-exponierten Fichten-Lärchen-Föhrenwaldes mit Jungwuchs.
- 121. Fex-Tal ob Sils (Engadin) Gr 1850 m, 8. 4. 62. Locker zusammenhängende oder ganz isolierte Gruppen von Fichten, Föhren und Lärchen. Wenig Jungwuchs, nur vereinzelte Gebüsche.
- 122. Champfèr b. St. Moritz/Gr 1850 m, 8.4.62. Hochwald aus Lärche und Föhre von lichtem Stand, darin einige dichte Jungwuchsbestände.
- 123. Schloss Tarasp (Unterengadin) Gr 1500 m, 8. 4. 62. Dichter, junger Fichtenbestand am Schlossberg, südexponiert; anschliessend locker stehende Eschen, Erlen und verschiedene Gebüsche.
- c. Französische, italienische, jugoslawische Alpen und Vorarlberg
- 124. Salève (Genevois, France) 1280—1330 m, 7. 6. 62. Jüngerer Mischwald aus Weisstanne, Buche sowie vielen Weiden, Hasel- und Holunderbüschen, abwechselnd mit grasigen Lichtungen. Viel morsches Holz.
- 125. Les Voirons (Annemasse, France) 1360 m, 7.6.62. Fichtenwald mit ausgedehnten Weidenbeständen abwechselnd; vereinzelt Buche und Weisstanne.
- 126. Modane (Mt. Cenis, France) 28.5.55. a) 1250 m, buschwaldartiger Jungwuchs aus Birke, Esche, Espe, Holunder und Fichte auf einem von Fichten-Tannenwald umschlossenen, nordexponierten Kahlschlag. b) 1500 m, alter Fichtenwald mit sehr wenig Jungwuchs, aber viel morschem Holz. c) lichter, mit Jungwuchs durchsetzter Bestand aus Birke (dominierend), Lärche, Espe, Esche und Holunder, nordexponiert, trocken, 1100 m.
- 127. Courmayeur (Aostatal, Italien) 1300 m, 30.5.55. Alter Bergwald aus Fichte und Lärche am Rande eines Lawinenzuges. Fast keine Jungbäume.
- 128. Monte Battaglia bei Ponte S. Martino (Aosta, Italien) 1500 m, 1.6.55. Gemischter, jungwuchsreicher Birken-Buchen-Wald mit vereinzelten Lärchen. Trockener, steiniger Boden, nordexponiert. (Nisthöhle in morschem Birkenstamm.)
- 129. Carra Saettiva bei St. Antonio (Susa, Italien) 1600 m, 29.5.55. Reiner Lärchenwald mittleren Alters, einzelne alte Lärchen sowie vereinzelte Gebüsche vorhanden.
- 130. Crni Lug bei Delnice (Slowenien, Jugoslawien) 900 m, 25.5.56. Mischwaldgebiet aus Buche, Weisstanne und Fichte, den Bächen entlang auch Eschen und Weiden. Urwaldartig mit morschem Holz, aber Unterwuchs nur stellenweise.
- 131. Innerlaterns (Vorarlberg, Österreich) 1050 m, 21. 6. 59. Teils lichter, teils sehr dichter jüngerer Bestand aus Fichten mit eingestreuten Bergahornen und reicher Krautund Strauchschicht, umgeben von Fichtenhochwald.

Angaben aus der Literatur oder aus persönlichen Mitteilungen

- a. Schweizerische Nordalpenzone
- 132. Col de Jaman (Les Avants/Vd) 1500 m. (F. STRAHM, briefl.)
- 133. Col du Loup (Gastlosen/Fr) 1800 m. (idem)
- 134. Abläntschen (Gastlosen/Fr) 1500 m. (idem)
- 135. Schwarzsee/Fr 1400 m. (idem)
- 136. Dent de Lys/Fr 1200—1600 m. (G. DE CROUSAZ, mündl.)
- 137. Moléson/Fr 1200-1600 m. (idem)
- 138. Leysin/Vd 1300 m. (JOUARD, 1933)

```
139. Schwarzenburg/Be 860 m. — (HAURI, 1960)
```

- 140. Schwarzenbühl/Be 1200 m. (JOUARD, 1933)
- 141. Kandersteg/Be 1200—1400 m. (HOFFMANN, 1928)
- 142. Hardergrat (Brienzersee) 1400—1500 m. (F. STRAHM, briefl.)
- 143. Grindelwald/Be 1700 m. (JOUARD, 1933)
- 144. Rigi (Vierwaldstättersee). (AMANN, 1954)
- 145. Altdorf/Ur. (H. MEIER, briefl.)
- b. Wallis, Tessin und Graubünden
- 146. Val Ferret/Vs. (P. GÉROUDET, briefl.)
- 147. Saillon/Vs 480 m. (DESFAYES, 1950)
- 148. Fionnay/Vs 1800 m. (F. STRAHM, briefl.)
- 149. Arolla/Vs 1850—2300 m. (JOUARD, 1933)
- 150. Montana/Vs 1600 m. (idem)
- 151. Zermatt/Vs. (AMANN, 1954)
- 152. Lötschental/Vs. (idem)
- 153. Ausserberg/Vs 1200—1500 m. (F. BLATTER, mündl.)
- 154. Berisal/Vs 1540 m. (HOFFMANN, 1928)
- 155. Fiesch/Vs 1170 m. (U. GLUTZ, mündl.)
- 156. Spruga (Onsernone) Ti 1770 m. (G. ROUX, mündl.)
- 157. Sedrun/Gr. (AMANN, 1954)
- 158. Flims/Gr. (idem)
- 159. Tschiertschen/Gr. (idem)
- 160. Maloja/Gr. (idem)
- 161. Sils-Maria/Gr. (idem)
- 162. Trieg (Heinzenberg) Gr 960 m. (A. WALKMEISTER, zit. in CORTI, 1947 b)
- 163. Arosa/Gr. (A. MASAREY, unveröffentl. Notizen)
- 164. Davos/Gr. (idem)
- 165. Stazerwald b. St. Moritz/Gr 1810 m. (Versuchswald der Schweiz. Vogelwarte Sempach). Zerstreut stehende Engadiner-Föhren, Lärchen und Arven mit Zwergwacholder-Heidekrautgesträuch oder auf trockeneren Standorten Arven und Lärchen mit Alpenrosen-Heidelbeergesträuch. An feuchten Standorten Hochmoor-Bergföhrenwald. (U. GLUTZ, mündl.)
- 166. Zuoz/Gr 1740—1880 m. Lärchen-Weidewald mit vereinzelten Arven und Fichten-Verjüngungen. Ausgedehnte Bestände von Legföhren und jüngeren aufrechten Bergföhren mit eingesprengten Fichtengruppen, S- bis SE-Exposition. (idem)
- 167. Nationalpark/Gr. (E. SCHÜZ, briefl.)
- 168. Val Trupchun (Nationalpark/Gr) 1650—2200 m. Fichten- und Arven-Lärchenwald mit vielen mit Legföhren und Erlen bewachsenen Runsen. N- bis NE-Exposition. (U. GLUTZ, mündl.)
- 169. Clemgia-Schlucht (Schuls/Gr) 1200—1660 m. Lärchen-Föhrenweidewald auf sanft bis mässig geneigter Kuppe in N-Exposition. An den steilen Schluchthängen in W-Exposition subalpiner Fichtenwald mit Föhre, in höhern Lagen Bergföhre beigemischt; an schroffen Hängen und in Steinschlag- und Lawinenrunsen ausgedehnte Legföhrenbestände. (idem)
- 170. Val Mingèr (Nationalpark/Gr) 1660—2090 m. Arven-Lärchenwald mit oder neben ausgedehnten Beständen von jüngeren oder trotz höherem Alter nur bescheidene Dimensionen erreichenden, aufrechten oder niederliegenden Bergföhren. (idem)
- 171. Val Tavrü (Nationalpark/Gr) 1740—2250 m. Von vielen Runsen unterbrochener Arven-Lärchenwald an NW-exponierten Schattenhängen. Ausgedehnte Legföhrenbestände an den schroffen SE-exponierten Hängen. (idem)
- 172. God da Tamangur (Nationalpark/Gr) 2100—2300 m. Prachtvoller Arven-Lärchenwald in NW-Exposition. (idem)

- 173. Ramosch (Unterengadin/Gr). (R. MELCHER, mündl.)
- 174. Engadin (zahlreiche verschiedene Orte). (idem)
- 175. Graubünden (terra typica der Rasse montanus). «Ti-ti-ti-ti» (CONRAD, 1827)

c. Italien

- 176. Mendel bei Bozen (Südtirol). «...mit ihrem auffallenden Gesang erfüllten, der... recht merklich von dem schwächeren Gesang unserer Weidenmeisen abweicht.» (V. HEDEMANN, 1956)
- 177. Kesselberg bei Meran (Südtirol). (HOFFMANN, 1927)
- 178. Sterzing (Südtirol). (idem)
- 179. Ampezzo-Tal (Dolomiten). (idem)
- 180. Schluderbach/Carbonin (Dolomiten). (idem)
- 181. Misurina-See (Dolomiten). (HOFFMANN, 1930)

d. Jugoslawien

182. Plitvicer-Seen (Kroatien) 24./25. 4. 57. — «forme alpine tu-tu-tu...» (P. GÉROUDET, briefl.)

e. Österreich

- 183. Fernpass (Tirol). (HOFFMANN, 1927)
- 184. Iss-Alp (Tirol). (E. SCHÜZ, briefl.)
- 185. Ötztal (Tirol). (A. MASAREY, unveröffentl. Notizen)
- 186. Duxer-Alp (Kufstein, Tirol). (MÜLLER, 1927)
- 187. Grossglockner (Hohe Tauern). (H. FRANKE, briefl.)
- 188. Nockberg (Gurktaler Alpen). (idem)
- 189. Hohe Tauern. (idem)
- 190. Seetaler Alpen (Steiermark). (idem)
- 191. Gastein (Salzburg). (HOFFMANN, 1930)
- 192. Böckstein-Tal (Salzburg). (idem)

f. Deutschland (Bayern)

- 193. Forggensee b. Füssen. (A. STINGELIN, briefl.)
- 194. Isarauen bei Wolfratshausen. (idem)
- 195. Königsee-Sagereckalp (Funtensee). (STADLER, 1926)
- 196. Zehn Kaser (Benediktenwand). (STADLER, 1958)
- 197. Eisbachtal (Königsee). (MÜLLER, 1922)
- 198. Maisinger-See (Starnberg). (MÜLLER, 1930)

C. Beobachtungsorte, an denen beide Gesangsformen nebeneinander festgestellt wurden

Eigene Feststellungen

- 199. Harder ob Interlaken/Be 1300 m, 25.4.54. Südexponierter, steiler Fichtenwald mit Weisstannen, Buchen und Bergahornen. Jungwuchs und morsches Holz stellenweise vorhanden. 4 Mönchsmeisen streiten sich unter eifrigen däh-däh-Rufen, Klapperstrophen und Reviergesang (Normalform) im Gebüsch herum. Plötzlich bringt eine von ihnen eine alpine Strophe.
- 200. Planalp ob Brienz/Be 1450 m, 23.7.55. Südexponierter, jungwuchsreicher Fichtenstreifen zwischen zwei Lawinenrunsen an der oberen Waldgrenze. 3 Ex. nahe beisammen. Auf Imitation beider Gesangsformen hin singen zwei zunächst die alpine Form und wenigstens eine von beiden (vielleicht beide) gleich anschliessend auch die normale.

- 201. Bannwald bei Amden (Walensee) SG 1200 m, 30. 6. 57. a) Dichter Birken-Weiden-Erlen-Fichten-Jungwuchs auf W-exponierter Schutthalde, umschlossen von Fichten-hochwald; b) südexponierter jüngerer Fichtenbestand mit einzelnen Weiden und Birken. 1 Ex. sang einige Reihen ungewöhnlich weich angeschlagener djüh, die fast wie die alpine Form tönten, später jedoch auch reine ziüh. Ein zweites Ex. brachte nur die ausgeprägte Normalform. Möglicherweise war das erste Ex. ein Mischsänger.
- 202. Alp Iltios (Toggenburg) SG 1450 m, 29.6.58. a) Feuchter Erlen-Weiden-Bestand mit Eschenjungwuchs, nordexponiert, auf Blockfeld; b) älterer, lichter und jungwuchsarmer Fichtenbestand. 2 von 3 miteinander durchs Dickicht streifenden Ex. sangen von sich aus volltönende alpine Strophen und gingen ohne Provokation meinerseits unvermittelt zur Normalform über. Letztere klang allerdings fast wie bei Nr. 201 sehr weich; das dritte Ex. sang von Anfang an nur diese normale Form. Interessant war, dass die beiden ersteren Vögel, die sich ganz in meiner Nähe befanden, auf meine nun einsetzende Imitation der alpinen Form nicht reagierten, aber sogleich bis auf etwa 1 Meter heran kamen, als ich die normale Form zu pfeifen begann.
- 203. Seveler-Berg (SG-Rheintal) 1340 m, 29.4.62. Ostexponierte Alpweide mit einzeln stehenden alten und jungen Fichten, angrenzend geschlossenere ältere Fichtenbestände mit Jungwuchs. U. GLUTZ und ich nähern uns einem rufenden Exemplar, welches auf Imitation der alpinen Gesangsform nicht reagiert. Jetzt imitiere ich die normale Form, und sogleich beginnt der Vogel diese ebenfalls zu singen und setzt sich auf eine sehr kleine, isoliert stehende Fichte in unserer Nähe. Bald darauf erscheint ein zweiter Vogel, vermutlich ein Ω, neben ihm, worauf er eine Reihe von Imponierstrophen (Klappergesang) bringt und dann wieder zum Reviergesang (Normalform) übergeht. Nun ahme ich wieder die alpine Gesangsform nach, doch der Vogel hüpft stumm in der kleinen Fichte umher. Erst nachdem ich zu pfeifen aufgehört habe, beginnt er nach einer längeren Pause plötzlich alpin zu singen.
- 204. Evo (Südfinnland), 12. 6. 60. Kiefern-Fichten-Birkenhochwald mit Heidelbeer-strauchschicht, aber fast kein Unterwuchs. Eine Meise singt die normale Form. Um meinen finnischen Begleitern vorzudemonstrieren, wie ganz anders die Vögel der Alpen singen, imitiere ich die alpine Form, worauf der Vogel zu unserer grossen Überraschung ebenfalls eine ganze Anzahl einwandfreier alpiner Strophen bringt.

Angaben aus der Literatur

- 205. Osterbachtal (Rosenheim, Südbayern). «Am 30. 1. 21 wurden diese Strophen (tü-tü-tü-tü-tü) von zijä-Reihen einer andern Weidenmeise beantwortet.» (MÜLLER, 1922)
- 206. Ismaninger-Speicherseen bei München,
- 207. Hirschau bei München und
- 208. Maisinger-See bei Starnberg. «In diesen drei Gebieten hörte ich überall die "Balzrufe" in der Form des Gebirges (tü-tü-tü) sowie in der Form des Flachlandes (zij und zjü) mit schnalzendem Anlaut und meist schleppend und melancholisch vorgetragen. So liess am 21.6.26 am Maisinger-See ein fütterndes of eifrig beide Formen hören...» (A. K. MÜLLER, briefl. Mittlg.)
- 209. Sjundeä (Südfinnland). «Tiy tiy tiy, teils höher und rascher titititititi (pipipipipi)...» (HORTLING, 1921.)

D. ABWEICHENDE UND ZWEIFELHAFTE FÄLLE

In der Literatur finden sich einige Angaben, die entweder meinen eigenen Feststellungen zu widersprechen scheinen oder aus denen ich nicht sicher entnehmen konnte, ob es sich um die alpine oder die normale Form oder gar um das Nebeneinandervorkommen beider handelt.

a. Alpen und Alpenrand

BAILLY (1854) gibt für Savoyen den Gesang mit tu tu tu tu und thiuz thiuz an und nennt (nicht direkt im Zusammenhang mit dem Gesang!) die Gebiete von Chambéry, Mt. Grenier, Alpétaz, Nivolet, Mt. Tréloz, Notre Dame du Pré, Haute Maurienne, Lans-le-Bourg, Mt. Cenis und Basses Alpes. Es ist denkbar, dass besonders in den westlichen unter den genannten Orten beide Formen vorkommen könnten (Mischzone). Gesangsangaben aus diesem Teil der Alpen wären sehr erwünscht.

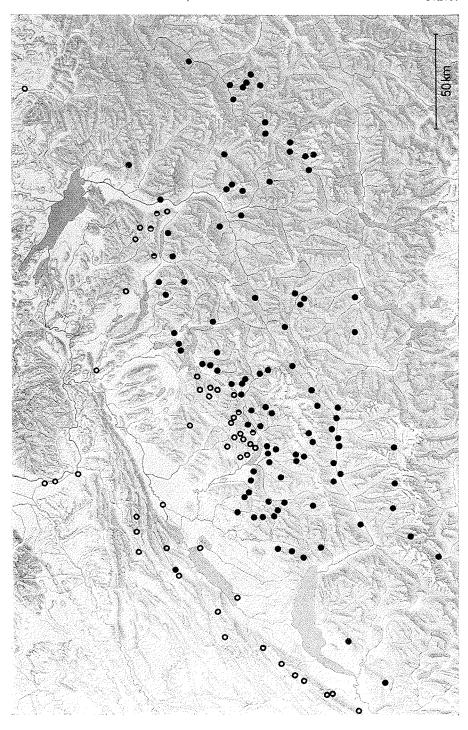
- JOUARD (1933, S. 66) beschreibt von Les Tines bei Chamonix (Haute Savoie) neben der von ihm dort unzählige Male gehörten alpinen Form den Gesang eines Exemplares, der möglicherweise als Normalform angesehen werden könnte (pyé pyé pyé...), sofern es sich nicht um eine jener «spielerischen» Lautkombination gehandelt hat, wie ich sie auch an meinen zahmen Alpenmeisen gelegentlich zu hören bekam, und bei denen oft Stimmen anderer Vögel nachgeahmt wurden. Das Vorkommen der normalen Gesangsform bei Les Tines wäre aussergewöhnlich.
- FATIO (1899, S. 490) beschreibt den Gesang der Mönchsmeise mit ti-ti-ti und tu tu tu und thiuz-thiuz-thiuz. Es handelt sich offensichtlich um die wörtliche Übernahme aus dem Werk von BAILLY (siehe oben).
- CORTI (1943, S. 95) beschreibt den bei Kandersteg/Be gehörten Gesang mit tiöh tiöh tiöh. Auf persönliche Rückfrage hin hat mir Herr Dr. CORTI bestätigt, dass sich der Gesang der bei Kandersteg gehörten Vögel nicht von demjenigen anderer Alpenmeisen unterschied und somit bloss eine abweichende Schreibweise vorliege.
- HILDEBRANDT (1922) schreibt: «Einen Unterschied in der Stimme zwischen Alpenmeisen einerseits und thüringischen und schleswig-holsteinischen Weidenmeisen anderseits konnten wir nicht erkennen.» Sofern diese Feststellung auch den Gesang betreffen sollte, würde sie mit den andern Angaben aus dem bayrisch-österreichischen Grenzgebiet im Widerspruch stehen. Aus den Beschreibungen, die ihr vorangehen, muss aber angenommen werden, dass der Gesang gar nicht gehört worden ist.
- STRESEMANN (1918 b, S. 342) schreibt über den Gesang am Herzogstand (Kochelsee, Südbayern): «Dieser wich deutlich von den Liedern ab, die ich von P. rhenanus kenne, insbesondere dadurch, dass die Töne in kürzeren Pausen einander folgten und heiserer klangen. Ich notierte mir: zij zij zij, djü djü djü und dji dji djü djü djü djü djü ülü...» Die Schreibweise der Laute könnte auf die Normalform hindeuten, doch zeigt der Hinweis auf die schnellere Tonfolge und den Unterschied gegenüber dem rhenanus-Gesang, dass es sich offenbar doch um die alpine Form gehandelt hat.

b. Jura

AMANN besuchte im Sommer 1953 die Tête de Ran/Ne 1300 m und berichtet darüber (1954, S. 109): «Überaus interessant ist es nun, dass die 70 des Fichtenwaldes am Tête de Ran wie die Alpenvögel sangen, während hingegen das on bei Bellelay den gleichen Gesang wie die Weidenmeisen des Allschwilerwaldes bei Basel brachte.» Obwohl ich am gleichen Ort am 7.5.1954 (vgl. Nr. 8) von zwei of of (das eine im Fichtenwald, das andere in einem Laubholzbestand) in 1400 m bzw. 1250 m Höhe ausschliesslich die normale Gesangsform vernommen habe, so ist doch an der Richtigkeit dieser Angabe nicht zu zweifeln, da wir seinerzeit die beiden Gesangsformen mündlich (durch Nachahmung) miteinander verglichen haben. F. AMANN teilte mir noch ergänzend dazu mit, er habe zwar beim ersten Besuch der Tête de Ran am 23. 8. 1953 die alpine Form an zwei verschiedenen Stellen gehört, halte es aber immerhin für möglich, dass beidemale dasselbe Individuum beteiligt gewesen sei; beim zweiten Besuch, am 11. 10. 1953, vernahm er dort nur den «Imponiergesang». Im übrigen hat auch er im Jura sonst nur die normale Gesangsform festgestellt (vgl. Nr. 33 und 33a). Aus seiner Beobachtung ergibt sich also, dass im Jura offenbar an ganz vereinzelten Stellen Vögel der alpinen Gesangsgruppe vorkommen. Wenn ich den Jura trotzdem vorläufig nicht unter Rubrik C (Gebiete des Nebeneinandervorkommens beider Gesangsformen) aufgeführt habe, dann deshalb, weil es mir im Gegensatz zu diesen Gebieten (Nr. 199-204) im Jura noch nirgends gelungen ist, eine normal singende Mönchsmeise zur alpinen Gesangsform umzustimmen.

Diskussion des Verbreitungsbildes der «alpinen» Gesangsform

Das Verbreitungsbild, das sich durch Kartierung der Orte mit alpiner Gesangsform ergibt (Abb. 2 u. 3), zeigt zunächst mit aller Deutlichkeit das geschlossene, unvermischte und mit Ausnahme Südfinnlands auf die Alpen beschränkte Areal dieser Gesangsform. Über die Ursache des Wiederauftretens in Südfinnland können vorläufig höchstens Vermutungen geäussert werden (vgl. S. 161).



Die freilich nicht sehr zahlreichen Befunde auf der Alpensüdseite deuten darauf hin, dass hier die Grenze der alpinen Gesangsform offenbar durch die Verbreitungsgrenze der Mönchsmeise selbst bestimmt wird und erst in der südöstlichen Fortsetzung der Alpen in Jugoslawien wieder die normale Form anschliesst. In den Apenninen war die Art bis vor kurzem nicht festgestellt worden, doch berichtet GUGG (1956), er habe 1951 ein Paar und 1955 ein einzelnes Exemplar im Abruzzen-Nationalpark, im Gebiet des Sangro-Passes, beobachtet. STRESEMANN und KRAMER (STRESEMANN, 1957) suchten jedoch im Juni 1956 an den von GUGG angegebenen Fundstellen vergeblich nach ihr, und nicht besser ging es meinen Begleitern E. WÄLTI und G. KIENER und mir Ende Mai/Anfang Juni 1957. Trotzdem ist ihr isoliertes Vorkommen in einem Gebiet, in dem schliesslich auch der Mornellregenpfeifer (Eudromias morinellus) als Relikt brütet, durchaus denkbar. Es ist eine schöne Aufgabe für italienreisende Ornithologen, erstens die dringend erwünschte Bestätigung des dortigen Vorkommens zu erbringen und zweitens gleichzeitig die Gesangsfrage abzuklären.

Am auffallendsten ist aber wohl der eigenartige Grenzverlauf zwischen alpiner und normaler Form auf der Alpennordseite, insbesondere auf Schweizergebiet. Während zwischen Genfersee und Aaretal auch die äussersten Ausläufer der Voralpen noch von alpin singenden Vögeln bewohnt werden (vgl. Nr. 139), verläuft von hier an die Grenze plötzlich weit innerhalb des Voralpengebietes durch die Talfurche der Aare mit Thuner- und Brienzersee. Ungeachtet der Höhenlage ist südlich dieser Seen ausschliesslich die alpine, nördlich davon (nach einer schmalen Mischzone) nur die normale Form zu hören. Beim Brünigpass wendet sie sich unvermittelt nach Norden, der Sarner Aa entlang zum Vierwaldstättersee, wo die Vögel des Pilatusgebietes normal, diejenigen des Stanserhorns und auf der Rigi jedoch alpin singen. Von da hinüber zum Zürichsee bildet wieder der Alpenrand die Grenze (auf der Hohen Rone konnte ich die Art nicht feststellen). Dann wiederholt sich dasselbe wie beim Aaretal: die Grenze folgt nicht mehr dem Alpenrand, sondern biegt hier nach Südosten ab und verläuft auf der Linie Zürichsee-Walensee-Sargans, um dann abermals in einem fast spitzen Winkel nach Norden zu drehen und anscheinend bis zum Bodensee hinab dem Rheintal zu folgen. Während auf den Bergen Liechtensteins und Vorarlbergs die alpine Form - und nur diese - zu hören ist, singen die Vögel in den Bergwäldern links des Rheins die Normalform oder gehören (in Walenseenähe) zu den Mischsängern. In den Auwäldern am Rhein selbst habe ich trotz günstiger Biotope keine Mönchsmeisen angetroffen.

Diese buchstäblich haarscharfe Trennung der beiden Gesangsformen da, wo sie wirklich aufeinanderstossen und nicht durch Verbreitungslücken getrennt sind, ist sehr eindrucksvoll. Wenn man vor sich eine normal singende Mönchsmeise hat und im Hintergrund auf der andern Talseite, keine 7 km entfernt, den Wald sieht, in dem man wenige Stunden vorher von allen Vögeln die alpine Form vernahm, kann man sich eines ergriffenen Staunens angesichts dieser unsichtbaren Grenze nur schwer erwehren.

Abb. 2. Die Beobachtungsorte mit normaler und alpiner Gesangsform in der Schweiz und den Grenzgebieten. — Offener Kreis = normale Gesangsform, ausgefüllter Kreis = alpine Gesangsform, halb ausgefüllter Kreis = Beobachtungsorte mit beiden Gesangsformen oder Mischsängern.

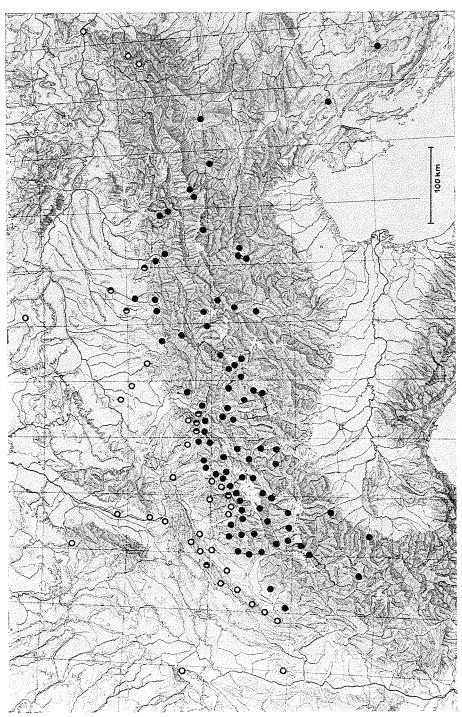
Dass die Höhenlage für das Vorkommen der einen oder andern Gesangsform keine Rolle spielt, geht aus den Höhenangaben der Beobachtungsorte eindeutig hervor. Im Wallis singen die Mönchsmeisen bei Saillon (480 m) genau gleich wie jene an der oberen Waldgrenze beim Aletschwald (über 2000 m) die alpine Form, während anderseits die Mönchsmeisen am Chasseral (1400 m) oder an der Tête de Ran (1400 m) ebenso die normale Form singen wie jene am Ufer des Neuenburgersees (430 m).

Ein weiteres wesentliches Merkmal des Verbreitungsbildes sind die Mischzonen. Auffällig an ihnen ist sowohl ihre Lage als auch ihre Schmalheit, wenigstens soweit sie auf Schweizergebiet liegen. Die eine Zone umfasst den sehr steilen und oben waldlosen Berggrat nördlich des Brienzersees vom Harder bis in die Gegend des Brienzerrothorns. Der Querschnitt dieses Grats vom nördlichen Brienzerseeufer bis zum Nordfusse misst 3 bis 5 km, wobei das Nebeneinandervorkommen der beiden Gesangsformen bis heute nur auf der Südflanke festgestellt ist. Weitere Kontrollen sind freilich nötig, um ein genaueres Bild dieser Mischzone zu erhalten. Die zweite liegt ganz ähnlich: Sie umfasst die Churfirsten-Kette nördlich des Walensees, welche vom Seeufer bis zum Lauf der Thur einen Querschnitt von etwa 7 bis 10 km aufweist. Beide Mischzonen liegen also in jenen Gebieten, wo die Gesangsgrenze nicht dem Alpenrand, sondern einer markanten, z. T. seegefülten Talfurche innerhalb des Voralpengebietes folgt. Und beide liegen unmittelbar nördlich dieser natürlichen Talgrenzen, also auf jener Seite, wo nach rein orographischen Erwägungen eigentlich noch die alpine Form vorkommen müsste.

Während somit in der Schweiz die alpine Gesangsform nicht überall den Alpenrand erreicht, sondern stellenweise durch grosse Talfurchen weit ins Voralpengebiet zurückgedrängt und der entsprechende Raum dafür von der normalen Form (und einer schmalen Mischzone) eingenommen wird, finden wir in Südbayern fast umgekehrte Verhältnisse. Die Alpenform erreicht hier anscheinend überall den Alpenrand und kommt vermischt mit der Normalform sogar noch im Ismaninger Teichgebiet bei München vor, also weit im Alpenvorland draussen. Die Mischzone liegt somit hier in jenem Gebiet, welches den orographischen Verhältnissen nach eigentlich noch die normale Gesangsform beherbergen müsste. Auch ist diese Mischzone viel breiter als die schweizerischen. Zwischen dem südlichsten, alpennähesten Punkt, an dem noch die normale Form eindeutig festgestellt worden ist (Nr. 205, Osterbachtal), und dem alpenfernsten Ort, an dem noch die alpine Form gehört wurde (Nr. 206, Ismaning), liegt eine Distanz von rund 50 km. Diese grössere Mischzonenbreite wird aber ohne weiteres verständlich, wenn wir die orographischen Verhältnisse betrachten: Die Flüsse und Gebirgszüge weisen hier eine allgemein süd-nördliche Richtung auf, und markante oder gar seegefüllte Quertäler fehlen. Die Vermischung wird deshalb hier nicht durch natürliche Hindernisse erschwert wie in der Schweiz.

In den Ostalpen wissen wir bis heute weder über den genaueren Verlauf der Gesangsgrenze noch über die Existenz allfälliger Mischzonen Bescheid. Zuverlässige Gesangs- und Ortsangaben wären daher aus diesem Gebiet sehr will-

Abb. 3. Verbreitungskarte der Gesangsformen im Alpengebiet. Wo die Fundorte nahe beieinander liegen, vor allem in der Schweiz (vgl. Abb. 2), ist nur eine Auswahl derselben eingetragen. — Offener Kreis = normale Gesangsform, ausgefüllter Kreis = alpine Gesangsform, halb ausgefüllter Kreis = Beobachtungsorte mit beiden Gesangsformen oder Mischsängern.



kommen. Immerhin scheint die Grenze nach den Befunden von FRANKE irgendwo zwischen den Niederen Tauern und den niederösterreichischen Kalkalpen zu liegen. In Jugoslawien wiederum wäre vor allem das Gebiet zwischen der Drina und dem Kapelagebirge gesanglich (und wohl auch morphologisch) zu untersuchen, singen doch die Vögel südlich Sarajevo normal und jene im Plitvicer-Seegebiet alpin. Aber auch in den Westalpen (Dauphinée, Savoyer Alpen) muss die Grenze erst noch ermittelt werden.

Im Jura, wo sonst nur normal singende Vögel angetroffen wurden, bleibt die auf S. 137 diskutierte Beobachtung von AMANN (1954) vorläufig die einzige einwandfreie Feststellung der alpinen Form. Sollten sich tatsächlich noch weitere alpine Sänger oder gar Mischsänger im Jura finden lassen, so wäre auch dieses Gebiet als Mischzone zu betrachten. Wir werden darauf noch im verbreitungsgeschichtlichen Teil (S. 162) zurückkommen.

Von grösster Bedutung für unsere Betrachtungen ist nun die Tatsache, dass die Verbreitung der alpinen Gesangsform auffallend mit derjenigen der Alpenmeise bzw. der Rasse P. m. montanus übereinstimmt. In beiden Gebieten, wo die Grenze zwischen montanus und salicarius resp. rhenanus auf morphologischer Basis genau ermittelt worden ist, stimmt diese mit der Gesangsgrenze überein. So stellten Stresemann & Sachtleben (1920) fest, dass die Grössenzunahme der Mönchsmeisen in Südbayern sich bereits in der Umgebung von Ascholding, also schon in der oberbayerischen Hochebene, bemerkbar macht, dass aber noch am Herzogstand intermediäre Stücke leben und der echte montanus erst bei Mittenwald vorkommt. In der gleichen Gegend liegt, wie wir gesehen haben, auch die gesangliche Mischzone! JOUARD (1936) bestimmte die Mönchsmeisen des Stanserhorns (Vierwaldstättersee) als echte montanus, diejenigen des gegenüberliegenden Pilatus dagegen als Zwischenform von montanus und rhenanus. Ohne von dieser Arbeit Kenntnis zu haben, bin ich auf gesanglicher Basis ebenfalls zur Auffassung gelangt, dass montanus wohl am Stanserhorn (Nr. 97), nicht aber am Pilatus (Nr. 25) vorkommen müsse, weil hier die Vögel normal, am Stanserhorn dagegen alpin sangen. 6) Wenn auch viel ungenauer, so doch in gleicher Richtung deutend zeichnen sich die Verhältnisse auch in den Ostalpen ab. WETTSTEIN (1929) bestimmte am Obersee bei Lunz (Niederösterreich) gesammelte Stücke als submontanus, also als Zwischenform von montanus und salicarius, was mit den gesanglichen Befunden von FRANKE (Nr. 59/60 und 188 und 190) gut übereinstimmen würde. 7)

Auf Grund dieser auffallenden Übereinstimmung zwischen der Verbreitung der alpinen Gesangsform und derjenigen der Rasse montanus sowie angesichts der Tatsache, dass im Übergangsgebiet zwischen montanus und den Nachbarrassen — sofern nicht natürliche Hindernisse eine schroffe Trennung bewirken — Mischsänger vorkommen, was für die (auch durch den Aufzuchtversuch wahrscheinlich gemachte) Erblichkeit der Gesangsform spricht, darf die alpine Gesangsform als ein festes, mit bestimmten morphologischen Merkmalen (Grösse) korreliertes Kennzeichen der Rasse montanus angesehen werden.

⁶⁾ Es ist sehr wohl möglich und würde den geschilderten Verhältnissen nicht widersprechen, dass am Pilatus auch noch Mischsänger vorkommen, ähnlich wie im Brienzergratund Churfirstengebiet.

⁷⁾ Dagegen vermutet WETTSTEIN die Grenze zwischen montanus und submontanus wohl etwas zu weit im Westen, hat doch FRANKE noch am Zirbitzkogel (Seetaler Alpen) nur die alpine Form gehört.

IV. OKOLOGISCHE FRAGEN

Brutbiotop

Die Verschiedenheit der Waldbiotope, in denen die Mönchsmeise brütet, ist so gross, dass man unwillkürlich nach einer allen gemeinsamen Eigenschaft sucht, um eine Erklärung dafür zu finden, warum sie trotz dieser Vielseitigkeit manchenorts fehlt.

In den meisten Gegenden Europas, vor allem in den nördlicheren, ist sie als Bewohnerin sowohl reiner Nadelwälder als auch der Misch- und Laubwälder bekannt, gleichgültig ob auf trockenem oder feuchtem Boden. In der Tat scheint es keine Waldform zu geben, die nicht in irgend einer Gegend von ihr bewohnt wird. Sogar in Buchenbeständen wurde sie brütend gefunden (WERFFT & KUMER-LOEVE, 1957). Wohl scheint sie in einigen Gebieten vorwiegend in feuchten Auenwäldern, in andern dagegen gewöhnlich in Kiefernwäldern zu brüten. Aber abgesehen davon, dass sie z. B. in Ostpreussen, wo sie als Bewohnerin der Kiefernund Fichtenwälder gilt, auch in feuchten Erlenbrüchen brütet (TISCHLER, 1941), und in Lothringen, wo normalerweise gebüschreiche Uferwälder bewohnt werden, auch in Fichtendickungen vorkommt (STRESEMANN & SACHTLEBEN, 1920), dürfte diese gebietsweise Bevorzugung weniger der Waldform an und für sich gelten als vielmehr dem Zustand der Wälder. In den gesunden, säuberlich gepflegten Wäldern, wie sie ausserhalb von Sumpf- und Augebieten für weite Teile Mitteleuropas charakteristisch sind, hat unsere Meise, wie wir weiter unten sehen werden, keine genügenden Existenzmöglichkeiten. Es verbleiben ihr daher notgedrungen nur die Auwälder.

Aber auch in den Alpen bewohnt unsere Meise entgegen der früher verbreiteten Ansicht keineswegs nur die Nadelwälder, sondern bezieht auch hier selbst in höheren Lagen gerne feuchte Erlen-Weiden-Birkenbestände an Bächen, lichte Birkenbestände oder weiden- und erlenbestandene Bachtobel usw. (HAURI, 1954). Man vergleiche nur die Biotope von Alp Cardada (Nr. 118) und Airolo (Nr. 115), die sich beide im Tessin befinden, oder jene von Mte. Battaglia (Nr. 128) und Courmayeur (Nr. 127) im Aostatal. Sogar an ein und demselben Ort können dicht nebeneinander ganz verschiedene Biotope besiedelt sein: Bei La Sauge (Nr. 11) ist die Art typischer Auwaldbewohner, doch fand R. RYSER (mündl.) 1961 eine Bruthöhle in einem düsteren Fichtenstangenholz. Bei Lauenen (Nr. 72) findet man Bruten sowohl im reinen Fichtenwald wie auch unweit davon in einem sumpfigen Erlen-Weiden-Birkenwäldchen. Schliesslich sei noch das Beispiel von Modane (Nr. 126) erwähnt, wo ich auf einer Strecke von wenigen Kilometern je ein Brutpaar in einem lichten Birken-Espen-Lärchenbestand, einem unterwuchsreichen Mischwald und einem reinen Fichtenwald antraf.

Angesichts dieser grossen Toleranz hinsichtlich der Waldform ist *Parus montanus* als durchaus euryöke Vogelart zu bezeichnen, bedeutend vielseitiger jedenfalls als *Parus palustris*, welche mit Ausnahme von Dänemark nirgends in reinen Nadelwäldern zu brüten scheint.

Während aber die Nonnenmeise wirklich praktisch in jedem Laub- oder Mischbestand, auch in Obstgärten oder Baumreihen an Bachufern brüten kann, stellt die Mönchsmeise trotz ihrer Vielseitigkeit an den Biotop noch eine Anforderung, durch welche ihr die Auswahl ganz wesentlich beschränkt wird: sie

braucht morsches Holz, und zwar weniger als Nahrungsquelle¹) als für die Anlage ihrer Bruthöhle. Dies ist nach meiner Erfahrung die einzige unerlässliche Voraussetzung für das Brutvorkommen unseres Vogels, und selbst hier gibt es noch Ausnahmen: Die Lärchenwälder, in denen er sich seine Höhle in die dicke, weiche Rinde alter Lärchen (Larix de idua) meisselt. Ich gehe mit HEIM DE BALSAC (1929) und RINGLEBEN (1938) vollkommen einig darin, dass die Feuchtigkeit des Biotops nur indirekt von Bedeutung sei, indem sie die Holzfäulnis fördere. Selbst die von manchen Autoren als charakteristisch bezeichnete Düsterkeit gilt nicht für alle Mönchsmeisen-Biotope, wie ihr Brüten in lichten Lärchen- oder Birkenbeständen beweist, und auch dichtes Unterholz ist zumindest in Lärchenwäldern nicht unerlässlich und hier übrigens auch meistens nicht vorhanden.

Im Gegensatz zu den meisten andern Autoren (BERNHOFT, 1923; PALMGREN, 1930; GROEBBELS, 1938; DURANGO, 1944; MERIKALLIO, 1946; GIBB, 1960 usw.), welche Parus montanus als euryöke Vogelart bezeichnen, hält MAYR (1928) diese im Vergleich zur Nonnenmeise für stenök, weil sie lange nicht in allen Laub- und Mischwäldern vorkommt, in denen P. palustris brütet. Nach meinen Beobachtungen ist weder die eine noch die andere Ansicht allein richtig, sondern man würde wohl am besten sagen: Hinsichtlich der Waldform (Nadel-, Laub- oder Mischwald) ist montanus vielseitiger als palustris; hinsichtlich des Waldzustandes aber, d. h. der Nistmöglichkeiten, stellt montanus ganz bestimmte Anforderungen und ist deshalb darin als stenök anzusehen. Sie würde wohl in allen Waldformen brüten, kann es aber in Wirklichkeit nur dort, wo ihr morsches Holz zur Verfügung steht, in welchem sie ihre Bruthöhle anlegen kann. Mit andern Worten also: nahrungsökologisch ist montanus euryök, nistökologisch dagegen stenök.

Dass es wirklich die Frage der Nistgelegenheit sein muss, welche den Ausschlag gibt, geht aus verschiedenen Beobachtungen hervor. So hörte MAYR (1928) in einem Erlenbestand, der auf den ersten Blick als günstiger Mönchsmeisenbiotop erschien, wohl im Frühlingsanfang den Gesang dieser Art, konnte aber später keine Brut darin finden. Eine gründliche Untersuchung des Waldstreifens ergab, dass darin kein einziger morscher Stubben vorhanden war. In neuester Zeit haben BERNDT (1958) und BRUNS (1959) das Brüten unserer Meise in ausgesprochen trockenen, sandigen Kiefernwäldern nachweisen können. Beide Autoren betonen, dass diese Bruten nur dem reichlichen Angebot an künstlichen Nisthöhlen zu verdanken seien, und REINSCH (1960) konnte denn auch feststellen, dass die Art in solchen Wäldern auch wirklich ohne künstliche Nistgelegenheiten brütet, sobald darin morsche Stubben vorhanden sind. Das Fehlen unserer Meise in extrem trokkenen Kiefernwäldern ist also, wie BERNDT und BRUNS betonen, nicht auf eine Abneigung gegen diese Waldform oder gegen die Trockenheit an sich zurückzuführen, sondern auf den darin gewöhnlich herrschenden Mangel an Nistmöglichkeiten.

Infolge dieser Forderung nach morschem Holz fallen natürlich alle intensiv gepflegten und genutzten Wälder (die landschaftlich eigentlich als Holzplantagen anzusehen sind) als Brutbiotop weg. Es verbleiben also jene Waldgebiete, welche infolge schlechter Zugänglichkeit oder aus andern Gründen wenig gepflegt und genutzt werden und daher eine gewisse Urtümlichkeit bewahrt haben: sumpfige

¹⁾ Meine gefangenen Alpenmeisen hackten zwar mit wahrer Begierde an morschen Holzstücken herum, die ich ihnen in den Käfig gab, und fanden auch oft etwas Essbares darin. Doch sieht man sie im Freien zu selten auf diese Weise Nahrung suchen, als dass dies der Grund ihrer Vorliebe für Biotope mit morschem Holz sein könnte.

Auenwälder, Erlenbrüche, Moorwälder usw., dann aber auch die unzugänglichen Stellen in sonst intensiv bearbeiteten Waldungen, wie etwa feuchte Quellhänge, Bachtobel, Gehölze auf Schuttkegeln usw. sowie schliesslich die eigentlichen Bergwälder. So dürfte z. B. die von HALLER (1948) im Napfgebiet festgestellte Beschränkung der Mönchsmeisenvorkommen auf die feuchten Quellhänge und Runsen darauf zurückzuführen sein, dass der Vogel eben nur noch dort die notwendigen Nistmöglichkeiten findet, ohne jedoch nahrungsökologisch auf diese Biotope angewiesen zu sein.

Bruthöhlenfrage und Einfluss konkurrierender Höhlenbrüter

Warum nun diese Abhängigkeit von der Möglichkeit, sich selber eine Bruthöhle zimmern zu können? Das Zimmern der Bruthöhle ist ja kein unerlässliches Glied in der Kette der Fortpflanzungstriebhandlungen, ohne das es nicht zur Eiablage kommt. ²) Zahlreiche Fälle von Bruten in künstlichen Nisthöhlen sind bekannt, so aus dem Engadin (U. GLUTZ, A. SCHIFFERLI, mündl.). Auch Bruten in vorjährigen Höhlen, Spechthöhlen, ja sogar in einem Zaunkönignest (MORBACH, 1940) und in einem Eichhörnchennest (GLUTZ, 1962) wurden gefunden. Trotzdem glaube ich, dass die Möglichkeit zur Selbstherstellung einer Bruthöhle für die Mönchsmeise arterhaltende Bedeutung besitzt. Nachfolgende Beobachtungen und Überlegungen können vielleicht einen Fingerzeig geben, in welcher Richtung die Lösung dieser Frage zu suchen ist.

Am 6. Juni 1955 hörte ich bei Lauenen aus einem allmählich in Fichtenwald übergehenden Erlen-Weiden-Birkenwäldchen Alpenmeisengesang und entdeckte gleich darauf in einem 2 m hohen Birkenstumpf eine Höhle mit kleinen Jungen. Aus Distanz (leider war ich ohne Feldstecher) sah ich eine Graumeise zu- und wegfliegen und nahm ohne weiteres an, es handle sich um die Alpenmeise. Bei der am nächsten Morgen vorgenommenen Nestkontrolle entpuppten sich jedoch die Besitzer dieser Höhle als Nonnenmeisen (Parus palustris), und auch das Nest, das R. HAURI nach beendeter Brut herausnahm und untersuchte, war ein typisches Nonnenmeisennest aus lauter Moos mit etwas Tierhaaren. Die Alpenmeisenbrut entdeckte ich am gleichen Tage etwa 50—60 m entfernt 6 m hoch in einer Weide.

Hatten sich die Nonnenmeisen diese Höhle wirklich selber gezimmert, oder war diese von Alpenmeisen gemacht, aber dann von den Nonnenmeisen gewaltsam übernommen worden? Jedenfalls war es keine vorjährige Alpenmeisenhöhle, da sich unter dem Nonnenmeisennest keine Reste eines Alpenmeisennestes befanden. Drei ganz ähnliche Fälle konnte ich später auch bei La Sauge beobachten, obwohl leider auch hier der einwandfreie Nachweis einer gewaltsamen Aneignung der Mönchsmeisenhöhle durch die Nonnenmeisen nicht gelungen ist. In zwei von diesen Fällen hatte ein Ornithologe bereits gewisse Vorkehrungen für ein späteres Photographieren der Mönchsmeisen getroffen, als ich anlässlich einer Kontrolle (auch ich hatte hier vorher Mönchsmeisen beobachtet) feststellen musste, dass ja Nonnenmeisen ein- und ausflogen. Die dritte, relativ vollständigste Beobachtungsreihe sei hier im Detail erwähnt.

In einer Auwaldparzelle bei La Sauge, in welcher jedes Jahr ein Mönchsmeisenpaar brütet, hörte ich ab Februar 1961 regelmässig Gesang und fand am 19. März ein «Versuchsloch» in einem Weidenstubben. Am 26.3. waren in einer Entfernung von 10—15 m vom ersten Versuchsloch 3 weitere vorhanden. Einige Tage später fanden andere Personen eines dieser Löcher zur fertigen Bruthöhle ausgeweitet, aber noch ohne

²) Es dürfte sich gerade bei Bruten in Kunsthöhlen lohnen, darauf zu achten, ob in diesem Falle die üblichen «Versuchslöcher» in der Umgebung der Höhle trotzdem — oder vielleicht zum Abreagieren des Meisseltriebes erst recht — gemacht werden.

Nestmaterial vor. Die Mönchsmeisen wurden von ihnen ganz in der Nähe festgestellt. Am 8.4. schaute ich nach und fand zwar noch immer kein Nest, stellte aber überrascht fest, dass Nonnenmeisen zu- und wegflogen. Abends traf ich eine davon, wohl das \mathfrak{P} , schlafend darin vor, ebenso am Abend des 12.4. auf dem fertigen Moosnest. Am 15. enthielt dieses 5 Eier, deren Zahl später auf 7 stieg. Die Mönchsmeisen wurden nicht mehr in der Nähe beobachtet, sondern etwa 100 m davon enfernt, wo sie anscheinend dann auch brüteten.

Die gewaltsame Aneignung von Mönchsmeisenhöhlen durch Nonnenmeisen (P. palustris) wird durch diese Beobachtung zwar nicht bewiesen, aber doch sehr wahrscheinlich gemacht. Eine ähnliche, aber auch nicht lückenlos beweiskräftige Beobachtung machten Foster & Godfrey (1950) in England: Sie beobachteten ein montanus-Paar beim Zimmern der Höhle, hörten noch am 19. und 20. April dicht daneben das og singen und sahen Graumeisen mit Nistmaterial einfliegen. Bei der Kontrolle der Höhle am 24. April enthielt diese ein Nonnenmeisen-Nest mit 3 Eiern! Nach ihrer Meinung hat das Mönchsmeisenpaar diese Höhle nicht freiwillig aufgegeben. Sie erwähnen in diesem Zusammenhang, dass nach CHIS-LETT Mönchsmeisenhöhlen oft von Blau- und Kohlmeisen (P. caeruleus und P. major) übernommen würden, ohne dass er jedoch sage, ob es sich um verlassene Höhlen handle. Sichere Nachweise der Parasitierung von P. montanus durch andere Höhlenbrüter erbrachten BERNDT (1958), der über zwei vom Trauerschnäpper (Ficedula hypoleuca) überbaute Mönchsmeisenbruten in künstlichen Nisthöhlen berichtet, REINSCH (1960), der die Vertreibung eines Paares aus seiner Höhle durch Feldsperlinge (Passer montanus) beobachtete, und STEIN (1927b, 1928), der in einem Fall den Feldsperling und im andern die Blaumeise (P. caeruleus) als Eroberer besetzter Mönchsmeisenhöhlen feststellte. Am deutlichsten sind jedoch die Feststellungen von JOHNSTON (1936), der die Kohl- und Blaumeisen seines Beobachtungsgebietes in Cumberland (England) direkt als eine Gefahr für den dortigen Mönchsmeisenbestand bezeichnete, weil sie diese immer öfter aus ihrer Höhle vertreiben, sogar wenn darin schon ein Nest ist. Allein 1935 stellte er vier solche Fälle fest, zwei mit Blau- und zwei mit Kohlmeise als «Usurpatoren». Er sagt wörtlich (übersetzt): «Diese parasitische Gewohnheit ist am ausgeprägtesten bei Vögeln in Laubwäldern, wo die usurpierenden Arten gewöhnlich häufiger sind als in Nadelwäldern. Weidenmeisen, welche Birkenbestände in Nadelwaldungen bewohnen, werden selten parasitiert, weil der Wald, wenn man ihn als Ganzes und ohne Rücksicht auf die Nahrungsverhältnisse betrachtet, keine grosse Zahl von normalen Nistgelegenheiten aufweist, welche die andern Arten anziehen könnten.»

JOHNSTON (1936) weist noch darauf hin, dass er in dem erwähnten Weidenmeisengebiet keine Nonnenmeisen festgestellt habe. Aus meinen wie auch aus den Beobachtungen von FOSTER & GODFREY (1950) darf aber geschlossen werden, dass Parus palustris dort wohl ebenfalls Mönchsmeisenhöhlen bezogen hätte, wenn sie in diesem Gebiet vorkäme. Von etwa zehn Nonnenmeisennestern, die ich bei La Sauge in den letzten Jahren gefunden habe, befanden sich bloss zwei in Höhlen, die nicht von Parus montanus stammen konnten: eines in einer alten Buntspechthöhle in einer Birke, das andere zwischen den Wurzelästen eines Eschenstrunkes. Alle übrigen lagen in typischen Weidenmeisenhöhlen, und wenn man wirklich glauben wollte, alle diese seien von den Nonnenmeisen selber gemeisselt worden, dann müsste die Nonnenmeisenpopulation von La Sauge als nistökologische Sondergruppe betrachtet werden. Denn wenn auch ein Selbstmeisseln der Bruthöhle bei Parus palustris ausnahmsweise vorzukommen scheint (DURANGO, 1944; WALPOLE-BOND, 1931), so dürfte dies doch sehr selten der Fall sein, sofern es sich



Abb. 4. Bruthöhle der Weidenmeise (Parus montanus rhenanus) in einem morschen Erlenstämmchen zwischen Cudrefin und La Sauge am Neuenburgersee, 24. Mai 1960 (Photo René Gacond, Neuchâtel)

nicht überhaupt um Irrtümer handelt.³) Von 20 durch MORLEY (1953) in England kontrollierten Nonnenmeisen-Bruthöhlen war keine einzige von diesen Vögeln selbst gezimmert, wohl aber mehrere von ihnen zu einer solchen erweitert worden. Auch aus der Schweiz sind bis heute keine selbstgemeisselten Bruthöhlen von *P. palustris* bekannt geworden (GLUTZ, 1962).

All diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass die Mönchsmeise einem ziemlich starken Nisthöhlenparasitismus seitens anderer Höhlenbrüter, insbesondere Nonnen-, Blau- und Kohlmeise, ausgesetzt ist und sich daher nur dort neben diesen Arten zu behaupten vermag, wo ihr genügend morsches Holz zur Verfügung steht, um sich bei Verlust ihrer Bruthöhle eine neue herstellen zu können. Es hat ferner den Anschein, dass bei der Mönchsmeise gerade wegen ihrer Fähigkeit, sich

³⁾ Auf Grund meiner obigen Erfahrungen halte ich die Angaben über selbstgemeisselte Nonnenmeisenhöhlen (z. B. WALPOLE-BOND, 1931) nicht mehr für ganz hieb- und stichfest. Es könnte sein, dass wenigstens ein Teil dieser Höhlen von Mönchsmeisen hergestellt und dann von den Nonnenmeisen erobert worden sind. Ebenso können die Angaben über Moosnester der Mönchsmeise (besonders aus England sind solche Nester gemeldet worden) auf solchen Verwechslungen beruhen. Wie leicht hätten FOSTER & GODFREY (1950) oder ich selbst einem solchen Irrtum zum Opfer fallen können!

unabhängig vom Angebot natürlicher Höhlen selber eine Bruthöhle zu schaffen, die Veranlagung zu deren Verteidigung so schwach ausgebildet bzw. verkümmert ist, dass sie ohne weiteres, oder doch verhältnismässig bald, das Feld räumt, wenn ein Konkurrent sie ihr streitig macht. Unabhängigkeit von Höhlenangebot und-konkurrenz dürfte meines Erachtens die Hauptvoraussetzung für ihr Brutvorkommen sein. Ebenso scheint ihre besonders im westlichen Europa so lokale Verbreitung zu einem wesentlichen Teil die Folge einer Elimination durch andere Höhlenbrüter im Zusammenwirken mit den gewaltigen Veränderungen des europäischen Waldes durch den Menschen zu sein.

Untersuchen wir einmal das Vorkommen der Mönchsmeise in diesem Licht. In reinen Nadelwäldern, sofern diese eine gewisse Ausdehnung haben, fehlen Blau- und Nonnenmeise so gut wie vollständig, und auch die Kohlmeise erreicht hier nicht eine grosse Bestandesdichte. Die Höhlenkonkurrenz durch diese Arten ist hier also weitgehend ausgeschaltet, worauf auch JOHNSTON (1936) hinweist. Dafür leben hier Tannen- und Haubenmeise. Erstere brütet, sofern nicht ein grosses Angebot an künstlichen Nisthöhlen vorhanden ist, zum grossen Teil in Erdlöchern, Felsspalten, alten Höhlen usw., während letztere sich wie die Nonnenmeise kleine Baumlöcher zur Bruthöhle auszuweiten pflegt. Beide Arten treten somit nicht als ernsthafte Konkurrenten der Mönchsmeise in Erscheinung. So wäre anzunehmen, dass letztere in Nadelwäldern eher künstliche Höhlen bewohnt als in Laub- oder Mischwäldern. 4)

Das von BERNDT (1958) und BRUNS (1959) festgestellte Brüten unserer Art in trockener Kiefernheide scheint denn auch in dieser Richtung zu deuten und passt gut zu der u.a. von BERNDT (1938) und KLUIJVER & TINBERGEN (1953) festgestellten Tatsache, dass der Prozentsatz unbesetzter Nistkasten in Nadelwäldern höher war als in Laub- und Mischwaldbiotopen, weil die Meisen (ausser Tannen- und Haubenmeise) Nadelwälder erst besiedeln, wenn der Bestand in den letzteren gesättigt ist, was auf nahrungsökologischen Gründen beruht (KLUIJVER & TINBERGEN, 1953; LACK, 1955). Bei vielen Mitteilungen über das Brüten oder Nichtbrüten der Mönchsmeisen in Kunsthöhlen fehlen leider Angaben über die Waldform. Dafür sind diejenigen von DANCKER & MOELLER (1957) aus der Umgebung von Braunschweig sehr aufschlussreich: «Die grösste Häufigkeit erreicht in dem von uns behandelten Gebiet unser Vogel in den einförmigen, z. T. noch ziemlich jungen Kiefernbeständen der Lüneburger Heide, soweit sie mit vereinzelten Weichhölzern durchsetzt sind... Dagegen erstaunt, dass in den geradezu als Urwald zu bezeichnenden Erlenbrüchen ...die Weidenmeise durchaus nicht so häufig ist, wie man dies auf den ersten Blick annehmen sollte. Sie ist hier sicher nicht häufiger als die Sumpfmeise, eher seltener, wogegen die Sumpfmeise in den Hauptweidenmeisengebieten der Lüneburger Heide deutlich zurücktritt.»

DANCKER & MOELLER (1957) erwähnen ferner, dass die Weidenmeise in den von ihr bevorzugten Biotopen eine bedeutend höhere Bestandesdichte erreiche als die Nonnenmeise in deren Hauptbiotopen, was m. E. deutlich auf eine zwischen den zwei Arten bestehende Konkurrenz hinweist, ebenso wie aus den Biotopangaben dieser Autoren klar hervorgeht, dass der reine Kiefernwald von Parus montanus nur dann nicht besiedelt wird, wenn keine Nistmöglichkeiten vorhanden sind. In Finnland, wo die Nonnenmeise erst seit 1950 an einigen wenigen

⁴⁾ In intensiv gepflegten Nadelwaldungen fehlen freilich Höhlen und morsches Holz fast vollständig, so dass auch die wenigen hier lebenden Höhlenbrüter einander wieder konkurrieren und *Parus montanus* deshalb wenig Aussicht hat, sich zu behaupten.

Punkten im äussersten Süden des Landes aufgetreten ist (LEHTONEN, 1950) und auch die Blaumeise nur im Süden vorkommt, weist *Parus montanus* seine grösste Dichte nicht im Nadel-, sondern im Laubwald auf (MERIKALLIO, 1946). AMANN (1954) fand im Allschwilerwald bei Basel (ca. 90 ha) eine Bestandesdichte von 4 Paaren neben 14 bis 17 Paaren der Nonnenmeise, und bemerkt dazu, dass in den Bergwäldern die Dichte bei der Alpenmeise wesentlich höher sei und der von der Nonnenmeise im Mittelland erreichten näherkomme. Also auch hier eine deutlich grössere Häufigkeit von *montanus*, sobald *palustris* fehlt. Letztere Art geht im Gebirge selten über 1200—1300 m hinauf, erstere selten unter etwa 1000 m hinab.

Wie schon mehrfach erwähnt wurde, zeigt unser Vogel keineswegs eine generelle Abneigung gegen nicht selbst hergestellte Bruthöhlen, wenn auch der Bezug einer schon vorhandenen oder gar einer künstlichen Höhle für die Mönchsmeise eine grössere innere Umstellung bedeuten mag als für jene Höhlenbrüter, die nicht selbst zimmern und seit jeher auf alte Spechtlöcher oder andere schon bestehende Höhlen angewiesen waren. Daher überrascht es nicht, dass sie Kunsthöhlen im allgemeinen nicht so leicht annimmt wie viele andere Arten. Es müssen dazu offenbar bestimmte Voraussetzungen erfüllt sein, als deren wichtigste ich das Fehlen einer nennenswerten Konkurrenz betrachte. Darauf deuten auch die Untersuchungen der Schweizerischen Vogelwarte Sempach im Stazer Wald bei St. Moritz (1820-1830 m), einem reinen Nadelwald verschiedener Zusammensetzung (Arve, Lärche, Föhre). Ausser der Alpenmeise (P. m. montanus) brüten hier lediglich Parus ater und Parus cristatus. (Nonnen- und Blaumeise fehlen im Oberengadin als Brutvögel so gut wie gänzlich und die Kohlmeise ist ebenfalls nur spärlich vertreten.) Von den Tannenmeisen, sofern sie nicht in den reichlich vorhandenen Holzbetonhöhlen brüteten, hauste der grösste Teil in Erdlöchern. Nahezu die gesamte Alpenmeisenpopulation dieses Waldes brütete in Kunsthöhlen. Im Laufe von drei Jahren wurden 22 solche Kunsthöhlenbruten festgestellt, während Bruten in selbstgemeisselten Höhlen zwar aus arbeitstechnischen Gründen (die Untersuchungen galten der Ernährung) weniger intensiv gesucht wurden, aber nach oberflächlichen Schätzungen höchstens ganz vereinzelt vorkamen (U. GLUTZ, mündl.). Auch in einem andern Teil des Engadins befanden sich von insgesamt 23 kontrollierten Alpenmeisenbruten deren 7 in Kunsthöhlen. Wenn auch aus diesen Zahlen aus den erwähnten Gründen keine Rückschlüsse auf die relative Häufigkeit von Kunsthöhlenbruten bei der Alpenmeise gezogen werden dürfen, so sind sie doch ein klarer Beweis, dass unser Vogel bei genügend grossem Angebot bzw. genügend geringer Konkurrenz solche durchaus annimmt und nicht darauf beharrt, sich selbst eine Höhle zu zimmern.

Aus alledem darf geschlossen werden, dass das Brutvorkommen, und bis zu einem gewissen Grade auch die Bestandesdichte, bei Parus montanus nicht bloss von pflanzensoziologischen und nahrungsökologischen Faktoren, sondern in viel stärkerem Masse als bei andern Meisen auch vom Vorhandensein von Nistmöglichkeiten und der Konkurrenz um dieselben abhängig ist. Die Mönchsmeise kann sozusagen in jedem Waldbiotop brüten, sofern dieser genügend morsches Holz zur Selbstanfertigung einer Nisthöhle oder dann eine genügend grosse Zahl nicht beanspruchter Natur- oder Kunsthöhlen aufweist, so dass sie nicht um eine Höhle zu kämpfen braucht. Sie hat daher in jenen Biotopen den schwersten Stand, in welchen andere höhlenbrütende Arten am zahlreichsten vorkommen, also im Laub- und Mischwald.

Beziehungen zur Nonnenmeise

Ich habe weiter oben die Auffassung geäussert, dass *Parus montanus* in Verbindung mit seiner Fähigkeit, sich eine eigene Bruthöhle zu zimmern, eine sehr schwach ausgebildete bzw. weitgehend verkümmerte Veranlagung zum Kampf um die Bruthöhle besitze. Das kann vorläufig nur indirekt belegt werden. Dazu kommt nun noch, dass die Mönchsmeise und die Nonnenmeise einander in ethologischer Hinsicht anscheinend so nahe stehen, dass sie sich in gewissen Situationen wie artgleiche Rivalen verhalten können, wobei sich *palustris* als der überlegene Partner erweist. Zu dieser Ansicht bin ich u. a. durch folgende Beobachtungen gekommen:

Im April 1956 verstummte mein Alpenmeisen ♂, das mit einem ♀ in einem grossen Käfig auf einer Terrasse gehalten wurde und schon seit vielen Wochen fleissig gesungen hatte, aus unerklärlichen Gründen plötzlich. Zufällig sah ich an einem der nächsten Tage, dass an der Aussenwand des Käfigs eine Nonnenmeise mit allen Anzeichen der Aggression herumturnte und hineinzugelangen versuchte. Das Alpenmeisen ♂ hielt sich mit ebenso deutlichen Anzeichen des Unbehagens und der Fluchtendenz immer möglichst weit von dem ungestümen Besucher entfernt auf, während sich das ♀ ziemlich indifferent zeigte. Wie sich herausstellte, hatte ein Nonnenmeisenpaar einen Nistkasten im Park hinter dem Haus, etwa 20 m vom Alpenmeisenkäfig, in Besitz genommen. Daher wiederholte sich nun während fast zwei Wochen täglich das gleiche Schauspiel, wobei oft auch das Nonnenmeisen♀ mitmachte. Nach und nach wurden jedoch diese Auftritte seltener und hörten schliesslich ganz auf, und von da an begann die Alpenmeise, wenn auch zuerst zögernd, wieder zu singen.

Auffallend an diesem Vorfall ist zunächst einmal, dass sich die Aggression der Nonnenmeisen nur gegen die gefangenen Alpenmeisen (die sich natürlich innerhalb des Nonnenmeisenterritoriums befanden) richtete, nicht aber gegen die nur 12 bis 14 m von ihrem Nistkasten entfernt in einem andern Kasten brütenden Kohlmeisen (P. major), denen sie freilich an Stärke weit unterlegen waren. Ihr Streben ging also offensichtlich nach Vertreibung der Alpenmeisen aus ihrem Territorium und hatte damit den Charakter eines intraspezifischen Territorialkampfes und nicht den eines interspezifischen Kampfes um Nistplätze, Nahrungsbissen usw., wie man ihn öfters zwischen Angehörigen verschiedener Arten beobachten kann. Dies geht auch daraus hervor, dass die Kohlmeisen, deren Kasten noch viel näher beim Alpenmeisenkäfig war, nie ein derartiges Verhalten zeigten. Sie kamen bloss manchmal an den Käfig, um Nahrungsbissen zu stehlen, welche die Alpenmeisen in dessen Fugen versteckt hatten, und in diesen Fällen setzten sich letztere bezeichnenderweise energisch zur Wehr, wenn auch erfolglos.

Selbstverständlich können aus dieser Einzelbeobachtung keine allgemeingültigen Schlüsse hinsichtlich der sozialen Beziehungen zwischen den beiden Arten gezogen werden. Es ist sehr wohl möglich, dass die Sache anders ausgegangen wäre, wenn die Alpenmeisen frei gewesen wären; ferner könnte sich ein anderes Mönchsmeisenpaar vielleicht nicht so passiv verhalten haben. Dennoch bleibt die Tatsache dieses sonst nur unter Artgenossen zu beobachtenden Kampfes bestehen. Jedenfalls sollten die sozialen Beziehungen zwischen *P. montanus* und *P. palustris* einmal näher untersucht werden. Denn auch im Freien, bei La Sauge, konnte ich zweimal einen Streit zwischen diesen beiden Arten verfolgen, und in beiden Fällen war *palustris* die offensichtlich vitalere, überlegene Partei.

Wie AMANN (1954) zeigte, steht die Alpenmeise hinsichtlich ihrer Ernährungsweise der Nonnenmeise, von welcher sie im allgemeinen vertikal getrennt ist, viel näher als die Weidenmeise, welche in den tieferen Lagen den Lebensraum mit palustris teilt. Er nennt die Alpenmeise geradezu die «Nonnenmeise der Berge». Ob die stärker von palustris abweichende Ernährungsweise der Weidenmeise eine unter dem Druck ökologischer Konkurrenz seitens palustris (und vielleicht auch caeruleus und major) entwickelte Adaptation darstellt, oder ob umgekehrt gerade diejenige der Alpenmeise als die abweichende, an den Gebirgswald angepasste Ernährungsweise von P. montanus ist, kann vorläufig nicht gesagt werden. Untersuchungen an beiden Arten in Gebieten, wo beide nebeneinander leben und in solchen, wo nur eine von ihnen vorkommt, werden hier Klarheit schaffen. Jedenfalls aber scheint SNOW (1954b) Recht zu haben, wenn er sagt, dass der Prozess der ökologischen Trennung der beiden Arten noch nicht beendet sei. Darüber hinaus dürfen wir aber aus dem oben Gesagten noch schliessen, dass dies offenbar auch für die ethologische Differenzierung gilt.

V. GEDANKEN ZUR VERBREITUNGSGESCHICHTE

Wie ist es zu erklären, dass die Mönchsmeisen der Alpen einen andern Gesang haben als diejenigen im übrigen Verbreitungsgebiet dieser Art? Wie kommt es, dass diese Gesangsform trotz der zahlreichen Gebirgshindernisse so einheitlich und geschlossen über das ganze Alpengebiet verbreitet ist? Woher kommt der scharfe und eigenartige Verlauf der Gesangsgrenze am Alpennordrand, und was hat die Existenz von Mischsängern im Grenzgebiet zu bedeuten? Obwohl Erörterungen solcher Art naturgemäss immer recht hypothetischen Charakter haben, glaube ich dennoch einen Erklärungsversuch verantworten zu können. Denn selbst auf das Risiko hin, dass verschiedene Schlussfolgerungen später auf Grund neuen Materials modifiziert werden müssen, können sie doch wenigstens zu weiteren ähnlich gerichteten Untersuchungen anregen.

Fassen wir zunächst nochmals die wichtigsten in diesem Zusammenhang gemachten Feststellungen zusammen:

- 1. Die Alpenmeisen weichen im Reviergesang, der im Fortpflanzungsleben von Parus montanus eine wichtige Rolle spielt, sehr stark von den Artgenossen des übrigen Verbreitungsgebietes ab. Der Unterschied ist so gross, dass die Vögel der einen Gesangspopulation den Gesang der andern gar nicht «verstehen», d.h. nicht mit den sonst bei Vögeln beim Ertönen ihres arteigenen Gesanges üblichen Reaktionen beantworten. Manches deutet darauf hin, dass der Reviergesang angeboren ist.
- 2. Ausser der alpinen Gesangsform sind bei *Parus montanus* bis heute keine andern Varianten des Reviergesanges bekannt geworden. Ebenso ist diese ausserhalb der Alpen bisher einzig in Südfinnland festgestellt worden, und zwar an zwei Mischsängern.
- 3. Die beiden Gesangsformen stossen stellenweise unvermischt und so scharf aufeinander, dass auf einer Talseite nur die alpine, auf der andern nur die normale Form zu hören ist. Dagegen wurden in bisher drei Gebieten am Alpennordrand Mischzonen in der Breite von 3 bis 10, resp. 50 km (letztere in einem ebeneren Gebiet) festgestellt. In diesen Mischzonen können beide Formen nebeneinander oder sogar vom gleichen Individuum vernommen werden.
- 4. Das Areal der alpinen Gesangsform deckt sich im allgemeinen mit demjenigen der Rasse montanus (Alpenmeise). Wo die Grenze zwischen den morphologischen Rassen salicarius und rhenanus einerseits und montanus andererseits genau ermittelt ist (Pilatus/Stanserhorn und Südbayern), stimmt die Gesangsgrenze bzw. -mischzone genau mit ihr überein.
- 5. Aus dem Jura liegt bisher eine einzige sichere Feststellung der alpinen Gesangsform vor, während alle übrigen Befunde die normale Form betreffen.
- 6. Alpen- und Weidenmeise unterscheiden sich auch in der Ernährungsweise. Erstere ähnelt darin mehr der Nonnenmeise (P. palustris), welche sie vertikal vertritt.

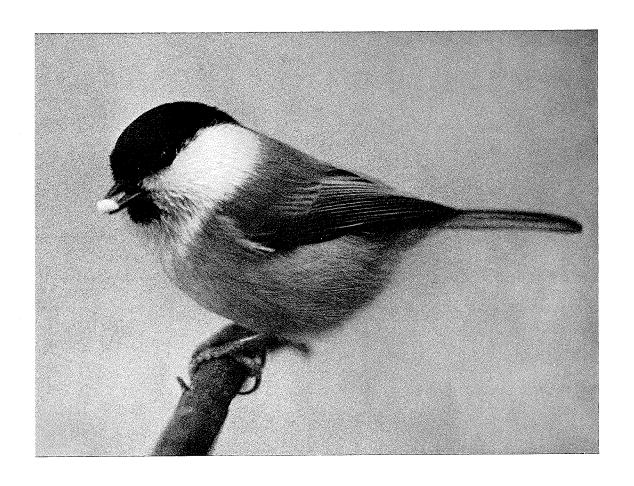
Zur Frage von Herkunft und Alter der «alpinen» Gesangsform

1. Diskussion umweltbedingter Einflüsse

Von den verschiedenen, auf den ersten Blick möglich erscheinenden Erklärungen kann vorweg mit aller Bestimmtheit ausgeschlossen werden, dass die alpine Gesangsform irgendeine Anpassung an das Gebirgsklima darstellt (vgl. Fussnote 7, S. 107). Im Gegenteil lässt sich gerade bei Parus montanus die klimatische Unabhängigkeit der Stimme nachweisen: Wie ich mich persönlich an Ort und Stelle überzeugen konnte, tönt die normale Gesangsform in der Schweiz, in Frankreich, Finnland und Jugoslawien genau gleich wie jene auf den von M. SCHWARZ und mir verglichenen Schallplatten aus England und Schweden, obschon zwischen all diesen Ländern z. T. ganz erhebliche Klimaunterschiede bestehen. Ebensowenig gibt es einen Unterschied in der alpinen Gesangsform von Slowenien, Savoyen, dem Engadin, Tessin und dem Berner Oberland oder gar der Rhonetalsohle bei Sierre (570 m) und dem Aletschwald (1900 m). Anderseits weichen die linke und rechte Seite des Sarner-Tals klimatisch kaum voneinander ab, und doch singen auf der linken alle Vögel normal, auf der rechten alle die alpine Form.

Eine zweite, von mir anfänglich als möglich betrachtete Erklärung wäre die, dass die alpine Gesangsform ähnlich wie das «Leiern» der Mönchsgrasmücke (Sylvia atricapilla) eine vom Erregungszustand des Sängers abhängige Reduktionsform des variationsreicheren, aber leiseren Artgesanges (im Falle von P. montanus also der normalen Gesangsform) darstellen könnte (SAUER, 1955). Allgemein wird angenommen, dass das Leiern im Zusammenhang mit der gesteigerten Populationsdichte und der damit verbundenen grösseren Rivalität und rivalitätsbedingten Erregung steht, und tatsächlich ist da und dort gleichzeitig mit dem Auftreten des Leierns eine Zunahme der Populationsdichte der Mönchsgrasmücke festgestellt worden (SCHWARZ, 1953). Bezeichnend für das Leiern ist nicht nur, dass zwischen diesem und dem normalen Mönchsüberschlag alle möglichen Übergänge vorkommen, sondern dass es irgendwo plötzlich auftreten, nach und nach den grössten Teil einer Population erfassen und später ebenso wieder verschwinden kann. Es tritt also nicht in geschlossener Verbreitung auf, sondern inselartig, und ist somit kein konstantes Merkmal einer bestimmten Population.

Da die Siedlungsdichte der Alpenmeise grösser ist als bei der Weidenmeise im schweizerischen Flachland (AMANN, 1954; GLUTZ, 1962), wäre es denkbar, dass die schnellere Tonfolge und das einfachere Lautbild der Einzeltöne beim alpinen Gesang ebenfalls eine solche erregungsbedingte Reduktionsform des Normalgesanges sein könnte. Auch fand MAYR (1928), die (norddeutschen) Weidenmeisen sängen weniger häufig als die Alpenmeisen, eine Behauptung, die jedoch nicht unwidersprochen geblieben ist (STEIN, 1928). Auch nach meinen eigenen Beobachtungen singen die Mönchsmeisen am Neuenburgersee nicht weniger häufig als irgendwo in den Alpen. Selbstverständlich wird die Gesangstätigkeit durch das Singen von Artgenossen gewaltig gesteigert und ist daher bei grösserer Siedlungsdichte intensiver als wenn die einzelnen Paare mehr zerstreut vorkommen. Aber die Vögel bei La Sauge singen auch bei grösster Siedlungsdichte (zwei regelmässig besetzte Neststandorte liegen ca. 400 m auseinander, und ein drittes, ebenfalls meist besetztes Nisthöhlenzentrum befindet sich von einem dieser Plätze knapp 300 m entfernt) nie die alpine Gesangsform, selbst wenn ich mich in ein Gesangsduell zwischen zwei Reviernachbarn als «dritter Vogel» einmische und ihren Gesang nachahme. Ebensowenig war im aussergewöhnlich schlechten Mei-



TAFEL 9. Alpenmeise *Parus m. montanus*, jung aufgezogenes, dreijähriges og nach frisch vollendeter Herbstmauser, September 1957. Das Schwarz der Kehle tritt in diesem Gefiederzustand nur wenig hervor, da es bei den meisten Federn noch von weissen Spitzen verdeckt wird, nach deren Abnützung der Kehlfleck erst seine volle Grösse erhält. (Photo W. *Thönen*)



TAFEL 10. Mönchsmeisen-Biotope im Gebirge: (oben links) Kampfregion des Aletschwaldes/Vs ca. 2000 m, Juni 1952, wo ich erstmals die alpine Gesangsform feststellte (vgl. Beobachtungsort Nr. 113). — (oben rechts) Obere, aufgelockerte Grenzzone eines Fichten-Bergwaldes ob Brienz/Be ca. 1450 m, 23. Juli 1955. In diesem Gebiet wurden Mischsänger angetroffen (vgl. Nr. 200). — (unten links) Lichter Birkenbestand auf Alpe Cardada ob Locarno/Ti 1700 m, 3. Juni 1955. Hier beobachtete ich ein brutverdächtiges Paar, ohne jedoch die Höhle zu entdecken (vgl. Nr. 118). — (unten rechts) Umgebung des Brutplatzes am Monte Battaglia bei Ponte S. Martino (Aosta, Italien) 1500 m, 1. Juni 1955. Lockerer Buchen-Birkenwald mit nur vereinzelten Lärchen (vgl. Nr. 128). (Photos W. Thönen)

senbrutjahr 1962, in welchem man in den Nordalpen auf kilometerlangen Waldstrecken Glück haben musste, überhaupt irgend eine Meisenart anzutreffen, von einer der wenigen Alpenmeisen die normale Gesangsform zu vernehmen. Bezeichnenderweise gibt es zwischen der alpinen und der normalen Form im Gegensatz zum Leiern der Mönchsgrasmücke keine Übergänge; auch ein Neuauftreten oder Verschwinden der ersteren wurde bisher nirgends festgestellt. Endlich spricht aber auch die Existenz von Mischsängern im Grenzgebiet entschieden gegen die Annahme einer Umweltabhängigkeit des Mönchsmeisen-Reviergesanges im Sinne von SAUER. 1) Diese kommt daher als Erklärung für die oben gestellten Fragen ebenfalls nicht in Betracht.

2. Ist die «alpine» Gesangsform im Alpengebiet entstanden?

Von verschiedener Seite bin ich darauf hingewiesen worden, dass es sich bei der alpinen Gesangsform «einfach» um einen Dialekt handeln dürfte. 2) Sofern man unter dieser Bezeichnung sämtliche geographischen Stimmabweichungen irgendwelcher Art vereinigen will, gleichviel ob erblich oder nichterblich, ob umweltbedingt wie das Mönchsleiern oder als festes Rassenmerkmal wie beim Shetland-Zaunkönig (Troglodytes t. zetlandicus) und beim sibirischen Zilpzalp (Phylloscopus collybita tristis) — dann natürlich kann man auch hier von Dialekt sprechen. Aber abgesehen davon, dass auf diese Weise meines Erachtens allzu verschiedene Dinge in denselben Topf geworfen würden, ist das Problem damit ja noch keineswegs gelöst, sondern erst angeschnitten. Denn wie liesse sich die geschlossene Verbreitung dieses «Dialektes» im Alpengebiet erklären?

Wie schon früher erwähnt, ist geographische Stimmvariation eng mit der Rassen- und Artbildung verknüpft, so dass Ähnlichkeit oder Divergenz in der Stimme in gewissen Fällen wertvolle genealogische Hilfsmittel darstellen. MAYR (1956) zählt eine Reihe solcher Beispiele auf, bei denen der stammesgeschichtliche Verwandtschaftsgrad und damit die systematische Stellung nahverwandter Formen am deutlichsten aus ihrer Stimme hervorgeht. Zu diesen Beispielen zählt auch die

¹) Eine Parallele zum Leiern der Mönchs- und zum Klappern der Zaungrasmücke (Sylvia curruca), das nach SAUER auf den gleichen Vorgang zurückzuführen ist wie das Mönchsleiern, aber hier zum festen Bestandteil des Gesanges geworden ist, gibt es allerdings vermutlich auch bei der Mönchsmeise — nämlich im «Klapperlied», dem Imponiergesang. Mein Alpenmeisen ♂ brachte gegenüber dem ♀ oder in Situationen grösserer Erregung öfters ein jugendgesangähnliches, aber nicht so variationsreiches und wohlklingendes Erregungslied, etwa wie sisisisi darrdarrdarr oder sisidsizüürzarrzarrzarr. Ein reines Klappern wie bei freilebenden Exemplaren war sozusagen nie zu hören. In den paar wenigen Fällen aber war dieses unverkennbar durch überhastiges Vortragen dieses Erregungsliedes entstanden, wobei sich die darrdarr oder zarrzarr zu einem annähernd stillreinen Klappern steigerten. Man hatte den Eindruck, die Stimme des Vogels überschlage sich vor Eile. Die Entstehung des Klapperns bei Parus montanus soll in einem kommenden Aufzuchtversuch noch näher untersucht werden.

²) STADLER (1930) definiert den Begriff «Dialekt» wie folgt: «Mundarten beim Vogel sind bestimmte regelmässige Abweichungen vom sog. typischen Artgesang an geographisch verschiedenen Standorten. Typischer Artgesang heisst hiebei: das Lied in Mitteleuropa — weil hier am längsten und eingehendsten beobachtet worden ist.» SICK (1938) formuliert etwas detaillierter: «Dialekte beim Vogel sind bestimmte regelmässige Abweichungen in der Stimmbildung, die sämtlichen Individuen kleinerer oder grösserer landschaftlicher bzw. geographischer Gebiete zukommen; die Anzahl der teilhaftigen Individuen muss so gross sein, dass noch von einer geschlossenen Population die Rede sein kann. Das letztere ist nicht der Fall, wenn aus Mangel an Individuen kein einheitliches Stimmgebiet gebildet wird.»

artliche Trennung der eurasiatischen und nordamerikanischen Mönchsmeisen *P. montanus* und *P. atricapillus*. Wie schon STRESEMANN (1919), so kommen in neuester Zeit auch THIELCKE (1961, 1962a) und THORPE (1961) zur Überzeugung, dass Gesangsunterschiede zuweilen eine wichtige Funktion sowohl bei der Einleitung wie auch bei der Aufrechterhaltung artlicher Differenzierung ausüben.

Eine der wichtigsten und günstigsten Voraussetzungen für solche evolutive Vorgänge, einschliesslich der geographischen Stimmvariation, ist die Isolation. Ein Lautmerkmal hat ungleich grössere Chancen, sich zu behaupten und nach und nach zum «Sprachgut» einer ganzen Population zu werden, wenn eine Unterwanderung derselben von aussen her durch «normal» singende oder rufende Individuen weitgehend oder vollständig unterbunden ist. Einmal zum Gemeingut der Population geworden, kann dann ein solches Merkmal seinerseits zum isolierenden Faktor werden, der eine Vermischung mit Nachbarpopulation auch ohne natürliche Verbreitungsschranken verhindert und so schliesslich zur Rassen- und Artbildung führt.

Durch die Isolation wird aber anderseits gleichzeitig auch die Ausbreitungsmöglichkeit eines Merkmals beschränkt. Gleichgültig ob durch Vererbung, Prägung oder Nachahmung überliefert, kann sich ein Stimmerkmal nur so weit ausbreiten, wie ein Kontakt seiner Träger mit Artgenossen möglich ist! Vor geographischen Hindernissen wie Meeresarmen, Hochgebirgen, Wüsten usw., welche für die betreffende Art effektiv eine Verbreitungsschranke bilden (selbst wenn sie rein physisch durchaus imstande wäre, diese zu überqueren), macht auch die Ausbreitung eines Merkmals halt. Daher z. B. der grosse Formenreichtum auf Inselarchipelen oder — speziell bei wenig vagilen Tieren wie Schnecken, Laufkäfern usw. - in Gebirgen. Bei Tierarten, welche wie gerade die Vögel trotz grosser Beweglichkeit durch ihre Ortstreue an einen verhältnismässig engbegrenzten Raum gebunden sind, so dass die theoretisch unbegrenzt mögliche Panmixie in Wirklichkeit auf eine jeweils relativ kleine Fortpflanzungsgemeinschaft beschränkt ist, können schon Hindernisse, die für die Art keineswegs unüberwindbar sind, zur Ausbreitungs- und Rassengrenze werden. So fehlt z.B. nach PALMGREN (1927) die Haubenmeise (Parus cristatus) auf der Insel Gotland, und ENGEL (1952) erwähnt ihr Fehlen als Brutvogel auf den Ostsee-Inseln Dagö und Ösel, die nur durch schmale Sunde vom Festland getrennt sind. Laut HESSE (zit. in PALM-GREN, 1927) bildet der Amazonas die Verbreitungsgrenze zwischen nicht weniger als 40 südamerikanischen Artenpaaren, und LÖNNBERG (zit. id.) hebt die Bedeutung des Jenissei als ornithogeographische Grenze in Sibirien hervor. 3)

Daher ist es angesichts der starken Zergliederung des Lebensraumes der Alpenmeise durch die vielen Gebirgszüge⁴) sowie der grossen Ortstreue dieses Vogels völlig undenkbar, dass die alpine Gesangsform beispielsweise irgendwo in den Alpen entstanden ist und sich allmählich über das ganze Gebirge hinweg, bis in jedes hinterste Tal hinein, verbreitet hat. Selbst wenn wir berücksichtigen, dass die Alpenwälder einst, bevor der Mensch als Landschaftsumgestalter grossen Ausmasses in Erscheinung trat, viel ausgedehnter und zusammenhängender waren als

³⁾ Vgl. auch BROOKS (1952, Auk 69: 192-198).

⁴) Sogar grössere Täler scheinen für unsere Art ein die Ausbreitung erschwerendes Hindernis darzustellen: im St. Galler Rheintal zwischen Bodensee und Sargans fehlt die Art auf dem Talboden als Brutvogel; die Berghänge östlich des Tales beherbergen die alpine, jene westlich davon die normale Gesangsform. Trotz der Überquerbarkeit des Tales scheint also eine Vermischung nicht stattzufinden.

heute, und wenn wir die Entstehungs- und Ausbreitungszeit dieses Dialektes in jene warme Epoche der Nacheiszeit hineindenken, während welcher die obere Waldgrenze nach Bertsch (1953) etwa 400 m höher lag als heute, verbleiben immer noch zahlreiche Gebirgskämme, welche die Alpenpopulation in verschiedene, voneinander weitgehend isolierte Fortpflanzungsgemeinschaften aufgeteilt haben dürften. Dass eine solche Aufteilung tatsächlich wirksam gewesen sein muss (und es heute zweifellos in noch viel stärkerem Masse ist), geht schon daraus hervor, dass sich die östlichen und westlichen Alpenmeisen in der Gefiederfärbung unterscheiden lassen, wie Frank (1938) durch pigmentanalytische Untersuchungen nachgewiesen hat, und dass ferner nach Meylan (1930), Jouard (1936, 1941) und Haller (1952) noch weitere solche Unterschiede zwischen den einzelnen Alpenpopulationen bestehen, wenn sie auch zu geringfügig sind, um ihnen nomenklatorisch Ausdruck zu verleihen (vgl. Hartert, 1910, und Stresemann & Sachtleben, 1920). 5)

Ganz abgesehen von diesen Argumenten wäre es auch ganz unerklärbar, warum die alpine Gesangsform die normale ausgerechnet in dem hindernisstarrenden Alpengebiet absolut lückenlos verdrängt haben sollte, um dann gerade am Alpenrand, wo ihr für eine weitere Ausbreitung nach der Ebene hin keine Hindernisse mehr im Wege lagen, halt zu machen. Wenn Taleinschnitte wie das Rhonetal bei Genf, das Sarnertal zwischen Brünigpass und Vierwaldstättersee oder das St. Galler Rheintal imstande sind, eine Vermischung der beiden Gesangsformen zu verhindern, dann ist es in höchstem Masse unwahrscheinlich, dass die eine dieser Gesangsformen die andere im ganzen inneren Alpengebiet, das zahlreiche noch viel grössere Hindernisse aufweist, restlos eliminieren konnte.

Es gibt aber noch weitere Argumente gegen die Annahme, die alpine Gesangsform sei ein irgendwo im Alpengebiet entstandener «Dialekt», der sich nach und nach über das ganze Gebirge ausgebreitet und dabei die normale Gesangsform hier völlig eliminiert habe.

So umfassen die von Promptoff (1930), Schwarz (1953) und Thielcke (1961, 1962a) behandelten Dialekte nicht sämtliche Individuen einer Population, sondern immer nur den grössten Teil derselben, so dass also stets auch anders singende oder rufende Exemplare darin anzutreffen sind. Auch Salomonsen (1935) und Voigt (zit. in Promptoff, 1930) heben diesen Umstand hervor. Bei der alpinen Gesangsform der Mönchsmeise ist dagegen innerhalb ihres Areals noch kein normal singender Vogel nachgewiesen worden, so wenig wie alpin singende Vögel im ausseralpinen Verbreitungsgebiet der Art sicher festgestellt worden sind. (Die von Amann gemeldete Beobachtung von ein bis zwei alpin singenden of im Neuenburger Jura, also in einem den Alpen sehr nahen Gebiet, steht hiezu nicht im Widerspruch, da es sich bei den Jura-Mönchsmeisen sehr wohl um eine Mischpopulation handeln kann, und das Auftreten von Mischsängern in Südfinnland wird weiter unten diskutiert werden.)

Ein weiteres häufiges Merkmal von Dialekten ist ihr inselartig zerstreutes Auftreten in meist eng begrenzten, weit auseinander liegenden Gebieten. Über die Ursachen dieser mosaikartigen Verbreitung ist man sich zurzeit noch nicht im klaren (THIELCKE, 1961), wenn wir von der weiter oben diskutierten Hypothese über das zerstreute Auftreten des Leierns bei Sylvia atricapilla absehen. Auch diese für manche Dialekte typische Eigenschaft ist bei der alpinen Gesangsform

⁵) Die von MEYLAN (1930) erwähnte Existenz kleinerer, braunerer Mönchsmeisen in der Rhonetalebene sollte einmal nachgeprüft werden können.

der Mönchsmeise nicht vorhanden. Die Annahme, eine Disposition zur alpinen Gesangsform sei vielleicht bei *allen* Mönchsmeisen latent vorhanden und diese könne daher auch ausserhalb der Alpen bei einzelnen Individuen oder kleinen Populationen auftreten, halte ich aus diesen Gründen für unwahrscheinlich, obschon die Feststellung von zwei Mischsängern in Südfinnland an eine solche Möglichkeit denken liesse.

Das letzte und m. E. bedeutungsvollste Argument gegen obige Auffassung liefert die Tatsache, dass nach unserem heutigen Wissen bei Parus montanus ausser der alpinen Gesangsform keine andern «Dialekte» vorkommen, während sonst dialektbildende Vogelarten im allgemeinen - wenn auch nicht immer - mehrere solche aufweisen. Nach Stresemann & Sachtleben (1920) hörte F. Fenk am oberen Schtschara (Russland) von P. m. borealis «genau die gleichen Rufe und Weisen», die er vom thüringischen salicarius und dem belgischen rhenanus kannte. Auch die britische Population, die seit der Trennung Grossbritanniens vom europäischen Kontinent, also immerhin seit etwa 7-8000 Jahren, von den kontinentalen Artgenossen isoliert ist und sich zu einer deutlich unterscheidbaren morphologischen Rasse (kleinschmidti) entwickelt hat, weicht in der Stimme nicht im geringsten von diesen ab. Wie bereits erwähnt, erstreckt sich die normale Gesangsform allein in Europa über mindestens vier morphologische Rassen. All das zeigt deutlich, dass Parus montanus gar nicht zu geographischer Stimmvariation neigt, sondern im Gegenteil in der Stimme eine viel grössere Stabilität aufweist als in den morphologischen Merkmalen.

Um so mehr fällt die klare, übergangslose Sonderung der beiden Gesangsformen auf. Selbst das Lied von *P. atricapillus* weicht nicht stärker von der normalen Form in Europa ab als dasjenige der Alpenmeise (vgl. S. 119). Es ähnelt dem letzteren sogar derart, dass man rein nach dem Gesang eher glauben möchte, die Alpenmeise sei mit der amerikanischen «Chickadee» und nicht mit der Weidenmeise artverwandt. (Auf diese Frage werde ich noch an anderer Stelle zurückkommen.) Sowohl die bedeutende Divergenz wie gerade auch die Stabilität der beiden Gesangsformen lassen erkennen, dass der Ursprung der alpinen Gesangsform weit in der Evolutionsgeschichte der Mönchsmeisen zurückliegen muss.

Ganz in dieser Richtung liegt denn auch die überzeugendste von allen möglichen Erklärungen für die Existenz und heutige Verbreitung der alpinen Gesangsform und damit für die Herkunft der «Alpenmeise» selbst: Diese Gesangsform hat sich nicht erst nach bereits vollzogener postglazialer Besiedlung der Alpen durch Parus montanus von einem alpinen Entstehungsherd aus über dieses Gebirge verbreitet, sie muss vielmehr schon jenen Mönchsmeisen eigen gewesen sein, welche nach der letzten Eiszeit mit oder nach der allmählichen Wiederbewaldung in dieses Gebirge eingezogen sind! Nur auf diese Weise lässt sich die einheitliche, geschlossene Verbreitung der alpinen Gesangsform in den Alpen befriedigend deuten.

Verbreitungsgeschichtliche Schlussfolgerungen

Die vorstehenden Überlegungen führen uns dazu, die «Alpenmeisen» und «Weidenmeisen» als zwei verbreitungsgeschichtlich getrennt gewesene Gruppen von Mönchsmeisen aufzufassen, die erst später am Alpennordrand wieder zusammengetroffen sind. Allerdings ist STRESEMANN, der als erster die faunengeschichtliche Bedeutung der Eiszeit richtig erkannt und dargelegt hat (vgl. Kap. I), gerade bei Parus montanus zum Schluss gekommen, dass hier die Hypo-

these von der eiszeitlichen Arealtrennung, wie sie z. B. für die beiden Baumläufer (Certhia familiaris und brachydactyla) gelte, nicht anwendbar sei. Das heutige Wohngebiet der Rasse montanus sei während der letzten Eiszeit von Eis und Firn bedeckt und daher unbewohnbar gewesen, folglich könne sie ihre heutigen Merkmale erst im Postglazial erworben haben (STRESEMANN & SACHTLEBEN, 1920).

Diese an und für sich logische Folgerung ist jedoch nur haltbar, solange man die Möglichkeit ausschliesst, dass Parus montanus schon vor der letzten Eiszeit, also spätestens in der letzten Zwischeneiszeit, in Europa gelebt haben kann. Sobald wir diese Möglichkeit gelten lassen - und es gibt keinen triftigen Grund, dies nicht zu tun - dann ergibt sich die Antwort auf die anfangs dieses Kapitels gestellten Fragen sozusagen von selbst: Die Träger der alpinen Gesangsform, also die «Alpenmeisen», sind entgegen der Annahme von Stresemann & Sachtleben (1920) nicht eine postglazial aus den damals von Sibirien her eingewanderten «Weidenmeisen» hervorgegangene Gebirgsform. Sie sind vielmehr Nachkommen einer Population, welche schon in der letzten Zwischeneiszeit (Riss-Würm-Interglazial) die Alpen bewohnte, durch die Würmvereisung in ein südlich davon gelegenes Waldrefugium hinabgedrängt wurde und später bei zunehmender Klimabesserung mit dem Wald wieder in dieses Gebirge einzog. Am Alpennord- und -ostrand kam es zum Zusammentreffen mit der inzwischen von Osten hieher vorgedrungenen «Weidenmeise». Da sich die beiden trotz langer evolutionsgeschichtlicher Trennung ökologisch zu wenig weit differenziert hatten, um wie z.B. die beiden Baumläufer ohne gegenseitige Konkurrenz nebeneinander zu leben, konnten sie ihre Areale jedoch nicht wie diese übereinanderschieben. 6) Sie bilden heute zwei besonders am Gesang, aber auch an der Grösse klar unterscheidbare Rassengruppen verschiedener Herkunft, die einander geographisch vertreten und sich in den Kontaktgebieten miteinander verbastardisieren. Systematisch wären sie innerhalb der Art Parus montanus als «montanus-Gruppe» und «salicarius-Gruppe» zu sondern. Auf diese Weise wird sowohl die scharfe Gesangsgrenze als auch die Existenz von Mischzonen ohne weiteres verständlich.

Diese Hypothese steht mit der Waldgeschichte, aber auch mit der heute allgemein akzeptierten Theorie über die Entwicklungsgeschichte der europäischen Vogelwelt gut im Einklang. Während früher ein eiszeitliches Vorkommen kleiner Waldreste und damit auch von Waldvögeln nördlich der Alpen für wahrscheinlich gehalten wurde (STRESEMANN & SACHTLEBEN, 1920), ist nach neuerer Auffassung ein eiszeitliches Überdauern von Waldvögeln nördlich der Alpen praktisch ausgeschlossen (MOREAU, 1954). Wie die andern Waldvogelarten konnte sich somit auch Parus montanus in der letzten Eiszeit nur in den Waldgebieten halten, welche sich vom Alpensüdfuss gegen die Appenninen und den Balkan hinab erstreckten, wobei sie wohl die Taigagebiete unmittelbar südlich und südöstlich der vergletscherten Alpen bewohnt haben dürfte (vgl. Abb. 5). Als mit zunehmender Klimaerwärmung der Wald sich nach und nach wieder nordwärts vorschob, bildeten natürlich die noch immer stark vergletscherten Alpen ein mächtiges Hindernis, welches nur langsam umgangen oder später auch überquert werden konnte. Allerdings wurde dieser Nachteil gegenüber den aus Sibirien mit der Taiga westwärtsdringenden Populationen dadurch ausgeglichen,

⁶⁾ Rein nahrungsökologisch könnten die beiden Formen, nach den Untersuchungen von AMANN (1954) zu schliessen, vielleicht wohl nebeneinander leben und hätten somit ihre Areale übereinanderschieben können. In der Nistökologie (morsches Holz) stimmen jedoch beide überein und schliessen sich daher gegenseitig aus.

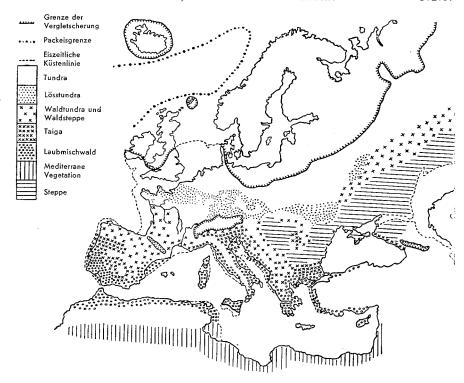


Abb. 5. Vegetation in Europa zur letzten Eiszeit (Würmeiszeit) während der grössten Ausdehnung der Gletscher (aus MOREAU, 1954).

dass hier in südlicher Meeresnähe die Erwärmung früher einsetzte als im Innern des Kontinents. Bertsch (1953) schreibt: «Im Mittelmeergebiet haben darum die Waldbäume ihre Ausbreitung schon in einer Zeit beginnen können, als in Mitteleuropa noch hocheiszeitliche Verhältnisse geherrscht haben. Sie haben sich langsam an unser Gebiet (d. h. Deutschland, W. T.) herangeschoben. Als dann auch in Mitteleuropa die Gletscher zurückwichen, konnten sie ihre Wanderungen von wesentlich günstigeren Stellungen aus antreten. Es stand ihnen darum für ihr Vordringen aus den eiszeitlichen Zufluchtstätten eine viel grössere Zeit zur Verfügung, als zumeist angenommen wird. Mit der endgültigen Besserung des Klimas haben dann die Waldbäume ihren Vormarsch beschleunigt. Die Gebirgsbäume sind in die Alpen emporgestiegen und haben nach Überwindung der Pässe die Nord- und Voralpen erreicht. Die Talbäume aber mussten die Alpen sowohl im Osten als auch im Westen umgehen.»

Da die Alpenmeise, ihrem Biotop und ihrer Kälteresistenz nach zu schliessen 7), zu den ersten Begleitern des vorrückenden Waldes gehört haben dürfte, wird sich

⁷) Laut Ch. IMBODEN (briefl.) ist die Alpenmeise bei Preda im Albulagebiet (Graubünden) im Winter viel häufiger als Hauben- und Tannenmeise. Er konnte im Winter 1961/62 regelmässig mehrere Ex. bis zur Waldgrenze hinauf (2050—2150 m) beobachten. Im Februar 1959 sah er ein Ex. in 2978 m Höhe auf der Diavolezza, wo es auf einem weit vom Waldrand entfernten Futterbrett Körner holte.

auch ihre Einwanderungsgeschichte weitgehend mit derjenigen des Waldes selbst decken. Jedenfalls findet die Tatsache, dass die alpine Gesangsform östlich der Schweiz weit ins Alpenvorland hinaus reicht, während westlich des Rheins stellenweise nicht einmal der Alpenrand erreicht wird, eine interessante Parallele darin, dass nach pollenanalytischen Befunden die Fichte (Picea excelsa) in Süddeutschland auf dem östlichen Alpenrandweg früher eingetroffen ist als auf dem Weg über die zentraleren Alpenteile. Sie tritt nach BERTSCH (1953) in der Gegend von Dornbirn, wo sie auf dem Weg über Tessin und Misox hingelangt ist, erst zu einer Zeit auf, als dieser Baum beim nordöstlich davon gelegenen Kempten, das auf dem östlichen Alpenrandweg erreicht wurde, schon stark verbreitet war. Wie die Fichte (und vor ihr die Kiefer), so hat offenbar auch die Alpenmeise in den östlichen Alpen deren Nordrand früher erreicht als im Westalpengebiet. Sie ist daher erst im Alpenvorland mit der aus Osten vordringenden Weidenmeise zusammengetroffen. Im Westen dagegen waren grössere Hindernisse zu überwinden, so dass unser Vogel hier den Alpennordrand erst erreichte, als gewisse Voralpengebiete bereits von der Weidenmeise besiedelt waren. 8)

Der oben dargelegten Auffassung, dass die Alpenmeise ihr heutiges Wohngebiet von der Alpensüdseite her besiedelt haben muss, während die Weidenmeise ein postglazialer Einwanderer aus Sibirien ist, stehen somit weder faunen- noch waldgeschichtliche Tatsachen entgegen. Sie stimmt im Prinzip mit der Hypothese der Entstehung europäischer Arten- oder Rassengruppen-Paare durch eiszeitliche Arealtrennung überein, allerdings unter Voraussetzung der Annahme, dass die Mönchsmeise während der letzten Zwischeneiszeit, oder wenigstens am Ende derselben, in Westeuropa auf die Alpen beschränkt war.

Dass dies tatsächlich der Fall gewesen sein muss, schliesse ich aus dem Umstand, dass unsere Art heute in den Pyrenäen nicht vorkommt. Hätte sie nämlich bei Beginn der letzten Eiszeit eine weitere Verbreitung gehabt, so wären ihre westlichen Populationen, so wie es bei jenen heute in östliche und westliche Arten oder Rassengruppen aufgespaltenen Formen der Fall war, durch die Eiszeitverhältnisse auf die iberische Halbinsel hinabgedrängt worden. Da beim nacheiszeitlichen Wiedervordringen nach Norden notgedrungen die Pyrenäen hätten überquert werden müssen, wäre zweifellos eine kleine Population in diesem Gebirge als Relikt «hängengeblieben», zumal auch hier die montanen Nadelwälder⁹) von der Nonnenmeise nicht bewohnt werden. Wenn Parus montanus heute in den Pyrenäen fehlt, so sind daran kaum die dortigen klimatischen Verhältnisse schuld, wie Stresemann & Sachtleben (1920) annehmen. Denn andernorts kommt die Art ja noch weiter südlich vor: Das Rhodope-Gebirge in Südbulgarien (HAR-RISON & PATEFF, 1937), das Alibotusch-Gebirge in Griechenland (MAKATSCH, 1950) und die Süd-Abruzzen in Italien (GUGG, 1956) liegen noch südlicher als dieses Gebirge. Es scheint mir daher am wahrscheinlichsten, dass das Fehlen der Mönchsmeise in den Pyrenäen verbreitungsgeschichtlich bedingt ist.

s) Das Napfgebiet, Emmental und Entlebuch waren während der Würmeiszeit eisfrei und konnten daher sehr früh vom Wald wieder besiedelt werden. Auf diese Weise liesse sich vielleicht erklären, warum die alpine Gesangsform hier nicht vor der normalen Fuss fassen konnte, trotzdem das Sarnertal, auf dessen Ostseite sie vorkommt, kein so grosses Hindernis bildet wie die Thuner-Brienzersee-Furche.

⁹⁾ Diese werden hier von der Kiefer gebildet, und es ist gerade im Zusammenhang mit der Verbreitungsgeschichte der Mönchsmeise interessant, dass auch die Fichte (Picea excelsa), deren eiszeitliches Rückzugsgebiet nach BERTSCH (1953) südöstlich der Alpen lag, in ihrer natürlichen Verbreitung die Pyrenäen nicht erreicht hat.

Nach alledem gibt es keine Gründe gegen die Annahme einer auf die Alpen beschränkten Verbreitung der Mönchsmeise bei Beginn der letzten Eiszeit. Ich halte es sogar für wahrscheinlich, dass die Art damals die Gebirgsform, Parus palustris dagegen die Flachlandform der beiden zu jener Zeit in Europa lebenden Graumeisen war, ähnlich wie sich Alpen- und Nonnenmeise auch heute vertikal vertreten. Denn die beiden dürften sich damals ökologisch und psychologisch eher noch stärker konkurrenziert haben als heute, so dass sich eine räumliche bzw. vertikale Trennung erst recht aufdrängte. Dass bei zwei äusserlich so ähnlichen Formen ein deutlicher Gesangsunterschied als trennendes Merkmal nur von Vorteil sein konnte, liegt auf der Hand. Es ist daher sehr interessant, sich der auf Seite 119 dargelegten Tatsache zu erinnern, dass Alpenmeise und Nonnenmeise, deren Vorfahren also schon im letzten Interglazial als nahverwandte und sich konkurrenzierende Formen in Europa gelebt haben, im Gesang denn auch stark voneinander abweichen, während die Weidenmeise, die erst nach der Eiszeit nach Europa und damit in Kontakt mit der Nonnenmeise gekommen ist, sich von der letzteren darin praktisch nur durch das langsamere Vortragstempo unterscheidet.

Durch die Würmeiszeit wurden diese zwischeneiszeitlichen Vorfahren von Alpen- und Nonnenmeise in die südeuropäischen Waldrefugien zurückgedrängt, wobei montanus die alpennäheren, kälteren, palustris dagegen die milderen, südlicheren Gebiete bewohnte. Als das Klima wieder wärmer wurde, rückten beide mit der ihnen zusagenden Waldform - erstere mit Taiga und Nadelwald, letztere mit dem wärmeliebenderen Laubwald - wieder nordwärts vor. Von Sibirien her aber, wo schon diese zwischeneiszeitlichen Mönchsmeisen hergekommen waren, drang mit der östlichen Taigaformation eine neue Invasionswelle von Parus montanus nach Europa vor: die «Weidenmeisen». Diese fanden das Alpengebirge bereits von Artgenossen, den «Alpenmeisen», besetzt vor, mit denen sie sich in den Berührungsgebieten zu vermischen begannen. Im Flachland aber stiessen sie auf eine mit zunehmender Klimaerwärmung und damit verbundener Ausbreitung des Laubwaldes immer grössere Konkurrenz durch die laubwaldliebenden Meisenarten, die sich um so stärker auswirkte, je mehr gegen Süden hin die Feuchtigkeit und damit die günstigen Brutbiotope abnahmen. So kam ihr Vorstoss nach Südwesteuropa schliesslich zum Stillstand, noch bevor die Pyrenäen erreicht waren.

Die hier dargelegten verbreitungsgeschichtlichen Schlussfolgerungen, zu denen ich bei Parus montanus auf Grund stimmlicher Merkmale gelangt bin, decken sich interessanterweise im allgemeinen mit den von Voous (1947, 1949) und VOOUS & VAN MARLE (1953) auf morphologischer Basis entwickelten, weitgehend miteinander übereinstimmenden Hypothesen über die Verbreitungsgeschichte von Dendrocopos major, Pyrrhula pyrrhula, Sitta europaea sowie weiterer Arten. Ganz besonders bestätigen sie die von Voous (1960) in dieser Zeitschrift dargelegte Hypothese über die Herkunft der Alpenmeise: «Ebenso ist die durch ihre Grösse auffallende Alpenmeise eher ein europäisches Glazialrelikt als ein postglazialer Einwanderer, während man ihren nordischen Artgenossen (borealis) als solchen zu betrachten hat.» Ein starkes Argument für die von Voous vertretene und von mir bei Parus montanus bestätigt gefundene Hypothese, dass die europäischen Populationen vorgenannter Arten (einschliesslich Parus montanus) nicht eine homogene Einheit bilden, sondern aus sekundär zusammengetroffenen Gruppen verschiedener zeitlicher und räumlicher Herkunft bestehen, sehe ich u.a. in der Tatsache, dass die Übergangs- bzw. Mischzone zwischen Flachland- und Alpenbuntspecht (D. m. pinetorum und D. m. alpestris) in Südbayern ziemlich genau der morphologischen und gesanglichen Mischzone zwischen Weidenmeise und Alpenmeise entspricht: Nach VOOUS (1947) kommt bei München noch der echte pinetorum vor, 40 km südlich davon leben Buntspechte sowohl des pinetorumwie des alpestris-Typs und bei Berchtesgaden findet man nur noch reine alpestris-Stücke. Eine derartige Übereinstimmung der auf Grund ganz verschiedener Merkmale festgestellten Mischzonen bei zwei einander nicht verwandten Vogelarten kann schwerlich noch als Zufall angesehen werden und spricht für die Richtigkeit unserer Annahme.

Einen beim heutigen Stand unserer Kenntnisse schwer zu erklärenden Befund stellt nun allerdings das vereinzelte Auftreten der alpinen Gesangsform in Nordeuropa dar. Da mir bis jetzt nur zwei sichere Fälle bekannt sind (HORTLING, 1921, sowie meine eigene Beobachtung Nr. 204), kann von einem Erklärungsversuch natürlich noch keine Rede sein, und die nachfolgenden, unter allem Vorbehalt geäusserten Gedanken sind lediglich als Hinweis auf eine der möglichen Richtungen aufzufassen, in welcher die Lösung dieser Frage liegen könnte.

Wir gehen davon aus, dass beide Beobachtungen aus der gleichen Gegend, nämlich aus Südfinnland stammen, und dass es sich in beiden Fällen um Mischsänger handelt. Nach den am Alpennordhang gemachten Erfahrungen könnte man hieraus folgern, Südfinnland gehöre zu einer gesanglichen Mischzone 10), an die logischerweise irgendwo ein Areal mit nur alpin singenden Mönchsmeisen anschliessen müsste. Da nach unserem heutigen Wissen die alpine Gesangsform in Norwegen und Schweden nicht vorkommt, dürfte dieses Areal somit östlich, oder nördlich und östlich von Südfinnland zu suchen sein. Diese Vögel 11) wären also auf Grund ihres Gesanges, der, wie wir gesehen haben, bei Parus montanus ein sehr stabiles Merkmal bildet, als Reliktpopulation jener zwischeneiszeitlichen Mönchsmeisen anzusehen, von denen auch die Alpenmeise ein Überbleibsel darstellt. Damit aber wäre Parus montanus anscheinend die einzige Vogelart, bei welcher nicht nur im Alpengebirge, sondern auch im Norden des Kontinents Relikte der zwischeneiszeitlichen Population leben würden, und zwar neben der postglazialen Einwanderungsgruppe (Weidenmeise). Wenn auch rein theoretisch die Existenz einer solchen Reliktpopulation nicht gänzlich auszuschliessen ist 12), so sollte man in diesem Fall doch erwarten, dass auch andere Vogelarten, die in den Alpen Relikte aus der letzten Zwischeneiszeit aufweisen, ähnliche Verhältnisse zeigen würden. Da derartige Beispiele m. W. zurzeit nicht bekannt sind, erscheint eine solche Möglichkeit vorläufig auch bei Parus montanus als fraglich, jedenfalls solange nicht der Nachweis erbracht ist, dass tatsächlich im Norden eine alpin singende Population existiert. Den skandinavischen und russischen Ornithologen wartet hier eine spannende Aufgabe!

¹⁰⁾ Entsprechend den im Vergleich zu den Alpen viel einförmigeren Geländeverhältnissen kann diese Mischzone hier natürlich eine wesentlich grössere Ausdehnung haben als dort.

¹¹) Der Verbreitung nach käme wohl am ehesten die *lönnbergi-*Reihe in Frage (Nordskandinavien bis Mittelsibirien), welche sich nach JOHANSEN (1944) von der südskandinavisch-westsibirischen Reihe *colletti-borealis-rossicus* durch deutlich bräunlicheren Anflug unterscheidet.

¹²) Gerade die Ähnlichkeit zwischen dem Gesang der Alpenmeise und demjenigen der amerikanischen Formen Parus atricapillus und P. carolinensis legt den Gedanken an ein gesangliches Bindeglied in Asien sehr nahe, obwohl über die eiszeitliche und nacheiszeitliche Geschichte dieser hypothetischen Gesangspopulation in Sibirien vorläufig nur Spekulationen möglich sind.

Noch ungeklärt ist auch die Frage des Gesanges in den Karpathen und Transsylvanischen Alpen. Aber gleichviel, ob dort die normale oder die alpine Gesangsform vorkommt, kann dies keine grundsätzliche, sondern bloss eine teilweise Abänderung der hier dargelegten verbreitungsgeschichtlichen Hypothesen zur Folge haben. Gerade deshalb wäre eine baldige Abklärung der dortigen Gesangsverhältnisse sehr erwünscht.

Dagegen darf wohl unbeschadet vom Ausgang späterer Untersuchungen über die hier diskutierten, noch offenen Fragen schon heute als einigermassen gesichert gelten, dass die gelegentlich als P. m. submontanus bezeichneten Mönchsmeisen der nördlichen Voralpenzone nicht «reinblütige Zwischenglieder» (im Sinne eines «Cline») zwischen salicarius und montanus sind, wie Stresemann & Sacht-LEBEN (1920) auf Grund ihrer morphologischen Untersuchungen angenommen haben (und annehmen mussten), sondern Mischlinge zwischen diesen zwei stark differenzierten, sekundär miteinander in Kontakt gelangten Rassen. Wo man Wert auf eine genaue Kennzeichnung dieser intermediären Form legt, ist diese somit als P. m. salicarius × montanus zu bezeichnen. Damit wird auch die von genannten Autoren als erstaunlich bezeichnete Tatsache, dass sich die Grössenzunahme von salicarius zu montanus in Südbayern schon ein gutes Stück vor dem Alpenfuss bemerkbar macht, dem Wechsel der orographischen Verhältnisse also nicht so getreulich wie erwartet entspricht, ohne weiteres verständlich: Die im Alpenvorland lebenden, aber schon etwas grösseren Individuen haben eben bereits montanus-Blut. Zwar scheint die Gleichmässigkeit der Grössenzunahme, wie sie von diesen Autoren festgestellt wurde, auf den ersten Blick gegen den Mischcharakter von submontanus zu sprechen. Wir dürfen jedoch nicht ausser acht lassen, dass auch in einer Mischzone der Grössendurchschnitt der Individuen eines bestimmten Abschnittes demjenigen einer der beiden reinblütigen Ausgangsrassen um so ähnlicher wird, je näher der betreffende Mischzonenabschnitt dem Areal der letzteren liegt («Gene-flow»), was bei einer schmalen Mischzone natürlich deutlicher zum Ausdruck kommt als in einer breiten. Dadurch kann hier der Eindruck eines kontinuierlichen Überganges entstehen.

Als weiteres Ergebnis sei ferner festgehalten, dass die Jura-Mönchsmeisen, die von den meisten Autoren (so auch von VAURIE, 1959) der Rasse montanus zugewiesen werden, ihrem Gesange nach zu schliessen keine «Alpenmeisen» sein können. Damit stimmen die Befunde von JOUARD (1936, 1941) überraschend gut überein. Bekanntlich unterschied er die Jura-Vögel als «alpestris» (vgl. S. 103), wobei aus der Beschreibung hervorgeht, dass diese Form in Färbung und Grösse P. m. salicarius so nahe steht, dass JOUARD (1941, S. 532) selbst zugibt: «On pourrait, éventuellement, rattacher alpestris à salicarius.» Jedenfalls dürfte es angezeigt sein, diese Vögel näher zu untersuchen. 13) Die allerdings vorläufig allein dastehende Beobachtung der alpinen Gesangsform im Neuenburger Jura durch AMANN (1954) lässt die Möglichkeit offen, dass wir hier vielleicht eine Population mit (wohl geringer) Beimischung von montanus-Blut vor uns haben, was angesichts

¹³⁾ JOUARD standen nur 4 Exemplare aus dem Waadtländer Jura von Fundorten in 1000—1250 m ü. M. zur Verfügung. In seiner Arbeit von 1936 erwähnt er aber, dass O. MEYLAN zwei weitere Exemplare Dr. E. HARTERT gesandt habe, der sie, wenn auch mit Vorbehalt, als salicarius ansprach. G. v. BURG (Tierwelt 1925, S. 149) schliesslich bezeichnet die Juravögel als submontanus, woraus gleichfalls hervorgeht, dass es sich um eine Material aus dem Jura vorlag, dieses ähnlich beurteilt haben und zu Schlüssen gelangt sind, die unseren Gesangsbefunden zumindest nicht widersprechen!

des Zusammentreffens von Alpen und Jura unterhalb Genf nicht ausgeschlossen wäre. Gerade in dieser Kontaktzone fehlen leider Beobachtungen über den Gesang, weshalb wir auch nicht zu JOUARDs Annahme Stellung nehmen können, *alpestris* sei über den Jura bis ins westliche Savoyen verbreitet. ¹⁴)

Schlussbemerkungen

Abgesehen von den vorstehend diskutierten, verbreitungsgeschichtlichen und systematischen Schlussfolgerungen führt aber das Studium von Stimme und Ökologie der Mönchsmeise noch zu einigen weiteren Feststellungen.

Die gesangliche Divergenz zwischen den zwei Rassengruppen montanus und salicarius hat eine Stufe erreicht, welche bei andern nahverwandten, äusserlich sehr ähnlichen, sympatrischen Formen (z. B. den beiden Baumläufern) bereits die genetische Isolierung und damit ein unvermischtes Nebeneinanderleben gewährleistet: keine der beiden Mönchsmeisengruppen reagiert mehr auf den Gesang der andern. Trotzdem kommt es jedoch in den Kontaktzonen (wenn auch nicht überall - siehe Sarnertal!) zur Bildung von Mischpopulationen. Weder die lange räumliche Isolation, noch der grosse Gesangsunterschied haben also in diesem Falle zu einer völligen Entfremdung der beiden Gruppen geführt. Ihre Entwicklung in zwei selbständige Arten, wie sie auch zwischen Parus palustris und Parus montanus noch nicht ganz beendet zu sein scheint, ist hier sozusagen auf halbem Wege stehen geblieben: Alpen- und Weidenmeise unterscheiden sich zwar im Gesang wie zwei gute Arten und weichen bis zu einem gewissen Grade sowohl morphologisch als auch in der Ernährungsweise voneinander ab; sie könnten also in dieser Hinsicht sehr wohl nebeneinander leben, wie das Nebeneinandervorkommen von Nonnen- und Weidenmeise (die sich gesanglich viel näherstehen!) beweist. Trotzdem aber vertreten sie einander geographisch und vermischen sich in den Kontaktgebieten. Unwillkürlich erinnert man sich hier ihrer weiter oben (S. 145) diskutierten Nistökologie und fragt sich, ob nicht vielleicht gerade darin (neben der erhaltengebliebenen sexuellen Affinität) einer der Hauptgründe für das Anhalten der Artdifferenzierung auf halbem Wege liegt: obwohl sonst die Voraussetzungen für das Nebeneinanderleben der beiden Formen offenbar gegeben wären, können diese ihre Areale nicht übereinanderschieben, weil beide an ihren Biotop die gleiche, sehr spezialisierte Anforderung in bezug auf die Nistplatzfrage stellen und anderseits von ihrer besonderen Nistweise nicht abweichen können, weil anscheinend nur diese enge «ökologische Nische» ihnen die Existenz neben den andern Höhlenbrütern überhaupt ermöglicht. Infolgedessen kommen sie miteinander nicht in direkte Konkurrenz, womit eine wichtige Ursache zu weiterer Differenzierung dahinfällt.

Die Untersuchungen über die Gesangsformen von Parus montanus und deren Beziehungen zum Gesang von P. palustris und P. atricapillus zeigen uns, dass gesangliche Merkmale (wie auch andere Stimmunterschiede) ein sehr wertvolles verwandtschafts- und verbreitungsgeschichtliches Hilfsmittel bilden können. Die bei unserer Art angetroffenen Verhältnisse mahnen aber gleichzeitig auch zur Vorsicht bei der Verwendung dieses Merkmales: Ob zwei nahverwandte und äusserlich sehr ähnliche, aber räumlich getrennte Formen als zwei verschiedene Arten

¹³) Nur wenn dies zutrifft, dürfte die Jurapopulation, sofern man sie überhaupt als besondere Rasse abtrennen wollte, mit dem Namen *alpestris* Bailly belegt werden. Wie schon früher erwähnt (S. 103), liegt nämlich der locus typicus dieser Form in der Gegend von Chambéry in Savoyen.

zu betrachten sind oder nicht, lässt sich anhand des Gesangsunterschiedes allein noch nicht entscheiden, selbst wenn die Divergenz so gross ist, dass keine mehr auf den Gesang der andern reagiert.

Diese Tatsache wird man beispielsweise hinsichtlich der von THIELCKE (1961, 1962b) vorgeschlagenen Trennung der beiden nahverwandten Baumläufer Certhia familiaris und C. americana zu berücksichtigen haben. Vor allem aber erhebt sich auch die Frage, ob unter den in vorliegender Arbeit dargelegten Umständen die artliche Trennung der beiden Formen Parus montanus und P. atricapillus, zu welcher neben gewissen morphologischen Unterschieden (auch zwischen den beiden Gesangsgruppen von P. montanus gibt es solche!) hauptsächlich ihre gesangliche Divergenz Anlass gab (MAYR, 1956; SNOW, 1956; VAURIE, 1957), wirklich berechtigt ist.

MAYR (1956) hebt in seiner Begründung zur artlichen Trennung von P. montanus und P. atricapillus hervor, dass sich die Lieder der als zwei verschiedene Arten betrachteten Formen P. atricapillus und P. carolinensis viel näher stehen als diejenigen der bis dahin als artgleich angesehenen Formen P. atricapillus und P. montanus. Dies trifft zwar durchaus zu, solange man bei P. montanus nur an die Weidenmeise mit ihrer normalen Gesangsform denkt. Sobald man jedoch die alpine Gesangsform, deren Existenz bisher einfach praktisch unbeachtet geblieben ist, in diesen Vergleich einbezieht, dann ändert sich das Bild grundlegend: Wir haben innerhalb von P. montanus zwei Gruppen, die sich gesanglich stärker unterscheiden als P. atricapillus und P. carolinensis, und die eine dieser Gruppen (Alpenmeise) steht zudem den beiden amerikanischen Formen entschieden näher als der arteigenen zweiten Gruppe (Weidenmeise). Es scheint, dass diese gesanglichen Verhältnisse geeignet sind, verbreitungs- und verwandtschaftsgeschichtliche Zusammenhänge innerhalb der Graumeisen-Gruppe aufzudecken.

Bevor ich weitere Unterlagen über den Gesang und die Rufe sowie über die gegenseitigen Beziehungen der verschiedenen europäischen und amerikanischen Mönchsmeisenformen besitze, möchte ich jedoch zu dieser Frage nicht im einzelnen Stellung nehmen.

ZUSAMMENFASSUNG

a. Rufe und Gesang

- 1. Neben den verschiedenen Rufen werden bei *Parus montanus* drei Arten von Gesang beschrieben: Jugendgesang, Imponiergesang (Klapperstrophe) und Reviergesang (Pfeiftonreihe). Entgegen älteren Behauptungen ist letzterer als der eigentliche Gesang der Mönchsmeise im üblichen biologischen Sinn dieses Wortes anzusehen.
- 2. Die Mönchsmeisen des Alpengebietes («Alpenmeisen») weichen im Reviergesang auffallend von den übrigen Populationen («Weidenmeisen») ab. Der Vergleich von Klangspektrogrammen zeigt, dass ihr Gesang jenem der amerikanischen P. atricapillus recht nahe steht. Anderseits konnte eine bemerkenswerte Ähnlichkeit zwischen dem Reviergesang der Weidenmeise und dem der Nonnenmeise (P. palustris) nachgewiesen werden. Die Weidenmeise steht also darin dieser zwar engverwandten, aber doch spezifisch getrennten Form näher als ihrer eigenen Artgenossin, der Alpenmeise. Weitere Varianten des Reviergesanges sind bei P. montanus nicht bekannt.
- 3. Der Unterschied zwischen der «normalen» (Weidenmeise) und der «alpinen» (Alpenmeise) Gesangsform ist so gross, dass die Vögel der einen Gesangspopulation den Gesang der andern gar nicht «verstehen», d. h. nicht mit den Reaktionen beantworten, welche sonst bei Singvögeln durch das Ertönen ihres arteigenen Gesanges ausgelöst werden. Das Verhalten der Vögel beim Gesang und gegenüber Gesangsattrappen wird beschrieben.

- 4. Beobachtungen an allerdings erst im Alter von ca. 12 Tagen dem Nest entnommenen und aufgezogenen Alpenmeisen deuten darauf hin, dass die Form des Reviergesanges wahrscheinlich angeboren ist, doch wird die Notwendigkeit des einwandfreien Nachweises (Kaspar Hauser-Versuch) betont.
- b. Verbreitung der «alpinen» Gesangsform
- 5. Anhand zahlreicher eigener Feststellungen und Angaben Dritter wird das Verbreitungsgebiet der alpinen Gesangsform ermittelt. Es umfasst das ganze innere Alpengebiet, und innerhalb dieses Areals wurden keine Vögel mit normaler Gesangsform festgestellt. Ausserhalb der Alpen ist die alpine Gesangsform bisher einzig in Südfinnland, und zwar an zwei Mischsängern, festgestellt worden. Die Höhenlage spielt für die Verbreitung der beiden Gesangsformen keine Rolle.
- 6. Die Grenze zwischen den beiden Gesangsformen ist stellenweise so scharf, dass auf einer Talseite nur die normale, auf der andern nur die alpine Form zu hören ist.
- 7. An bisher drei Stellen wurden im Berührungsgebiet der beiden Gesangsformen Mischzonen festgestellt, in denen beide nebeneinander oder sogar vom gleichen Individuum gehört werden können. Hier reagieren die Mönchsmeisen auf die Nachahmung sowohl der normalen als auch der alpinen Gesangsform. Die zwei schweizerischen Mischzonen sind sehr schmal (ca. 3—10 km) und umfassen jeweils einen einzigen Gebirgskamm. Diejenige in Südbayern liegt im flacheren Alpenvorland und hat dementsprechend eine viel grössere Breite (ca. 50 km).
- 8. Das Areal der alpinen Gesangsform deckt sich wenn man von den noch unklaren Verhältnissen im Osten und Südosten absieht im allgemeinen mit jenem der Rasse (oder Rassengruppe) P. m. montanus. Eine von JOUARD (1936) im Gebiet des Vierwaldstättersees ermittelte morphologische Rassengrenze (Pilatus/Stanserhorn) stimmt genau mit der von mir gefundenen Gesangsgrenze überein. Ebenso deckt sich die gesangliche Mischzone in Südbayern weitgehend mit der morphologischen Übergangszone von salicarius zu montanus. Die alpine Gesangsform kann daher als festes, mit den übrigen Merkmalen korreliertes Kennzeichen der Rasse montanus angesehen werden.
- Aus dem Jura liegt bis heute nur eine einzige sichere Feststellung der alpinen Gesangsform vor, während alle übrigen dortigen Beobachtungen die normale Form betreffen.
- c. Ökologie
- 10. Die Mönchsmeise brütet in den verschiedensten Waldbiotopen, was sowohl für die Formen der montanus- wie der salicarius-Gruppe gilt. Voraussetzung ist jedoch das Vorhandensein von morschem Holz zum Zimmern einer Bruthöhle oder dann die Abwesenheit anderer Höhlenkonkurrenten. Sie kann nahrungsökologisch als euryöke, nistökologisch dagegen als stenöke Vogelart bezeichnet werden. Im einzelnen steht die Alpenmeise in ihrer Ernährungsweise Parus palustris, von der sie gewöhnlich vertikal getrennt ist, viel näher als die Weidenmeise, die oft den Lebensraum mit palustris teilt.
- 11. Eigene und fremde Beobachtungen deuten darauf hin, dass unser Vogel häufig von andern kleinen Höhlenbrütern, besonders Nonnen-, Blau- und Kohlmeise, aus seiner Bruthöhle vertrieben wird. Es wird vermutet, dass Parus montanus gerade wegen seiner Fähigkeit und Gewohnheit, sich unabhängig vom natürlichen Höhlenangebot selber eine Höhle zu zimmern, eine nur sehr schwach ausgebildete oder weitgehend verkümmerte Veranlagung zum Kampf um dieselbe besitzt. Die Art kann sich daher nur dort halten, wo ihr genügend morsches Holz zur Selbstanlage einer Bruthöhle (und nötigenfalls einer Ersatzhöhle) zur Verfügung steht, oder aber wo diese Konkurrenten in geringer Zahl oder überhaupt nicht vorkommen, also im reinen Nadelwald oder im Gebirge. Aus letzteren Gebieten sind denn auch bisher am meisten Bruten in Kunsthöhlen bekannt geworden.
- 12. Mit der nahverwandten Nonnenmeise (Parus palustris) scheint die Mönchsmeise noch immer in einem gewissen Rivalitätsverhältnis zu stehen, und manche Beobachtungen deuten darauf hin, dass ihr die Nonnenmeise sozial überlegen ist. Sie erreicht ihre grösste Bestandesdichte vor allem in Gebieten, wo palustris fehlt.
- d. Verbreitungsgeschichte
- 13. Die Geschlossenheit des Areals der alpinen Gesangsform, sein eigenartiger Grenzverlauf am Alpennordrand sowie die Existenz von Gesangsmischzonen im Berührungsgebiet

- mit der normalen Form lassen sich nur damit befriedigend erklären, dass die alpine Gesangsform schon jenen Mönchsmeisen eigen gewesen sein muss, welche nach der letzten Eiszeit mit dem Wald in das Alpengebirge eingezogen sind. Ihre Träger, die Alpenmeisen, sind demnach nicht eine postglazial aus der Weidenmeise (welche damals aus Osten nach Europa eingewandert ist) hervorgegangene Gebirgsform, sondern Nachkommen einer Mönchsmeisenpopulation, welche schon vor der letzten Eiszeit die Alpen bewohnt hat und durch die Vergletscherung in ein südlich davon gelegenes Waldrefugium hinabgedrängt worden ist, von wo aus sie später wieder in die Alpen gelangte.
- 14. Alpenmeise («montanus-Gruppe») und Weidenmeise («salicarius-Gruppe») sind somit zwei verbreitungsgeschichtlich getrennte Gruppen von Parus montanus, die nach der letzten Eiszeit am Alpennordrand aufeinandergestossen sind und sich hier stellenweise miteinander vermischten, stellenweise aber noch heute unvernischt aneinandergrenzen. Die Alpenmeise ist dabei die ältere, d. h. schon früher in Europa heimisch gewesene Form. Da sich das heutige Fehlen der Art in den Pyrenäen durch klimatische Faktoren allein nicht erklären lässt, wird angenommen, dass sie dieses Gebirge auch in der letzten Zwischeneiszeit nicht bewohnt hat und damals sehr wahrscheinlich überhaupt nur alpin (oder boreoalpin) verbreitet war.
- 15. Das Studium der Verbreitung der alpinen Gesangsform bestätigt somit die von VOOUS (1960) auf Grund zoogeographischer Überlegungen geäusserte Ansicht über die Herkunft der Alpenmeise. Ebenso sprechen gewisse übereinstimmende Befunde an Parus montanus und Dendrocopos major für die Richtigkeit der von VOOUS und mir vertretenen Auffassung, dass die Alpenformen dieser beiden Vogelarten als Relikte aus der letzten Interglazialzeit und nicht als postglazial aus den Flachlandrassen heraus entstandene Gebirgsformen zu betrachten sind.
- 16. Ob das Vorkommen einzelner Mischsänger in Südfinnland als Hinweis auf das Bestehen einer borealen Population mit «alpiner» Gesangsform zu deuten ist, kann zur Zeit nicht entschieden werden. Ein solcher Nachweis wäre für die Rekonstruktion der Verbreitungsgeschichte unserer Art von besonderem Interesse.
- 17. Die gelegentlich als *P. m. submontanus* bezeichneten Mönchsmeisen des südbayrischen Voralpengebietes, welche zwischen salicarius und montanus vermitteln, sind wie die Gesangsverhältnisse beweisen nicht eine «reinblütige Zwischenform» im Sinne eines «Cline», sondern Mischlinge zwischen diesen beiden Rassen und demnach als *P. m. salicarius* × montanus zu bezeichnen, sofern man ihre systematische Stellung nomenklatorisch ausdrücken will.
- 18. Die Mönchsmeisen des schweizerischen und französischen Juras gehören, ihrem Gesange nach zu schliessen, nicht zur Rasse montanus, der sie von VAURIE (1959) zugewiesen werden. Damit bestätigen sich die Befunde von JOUARD (1936, 1941), wonach Jura-Exemplare kaum von salicarius abweichen.
- 19. Die gesangliche Divergenz zwischen den beiden Rassengruppen montanus und salicarius hat eine Stufe erreicht (vgl. unter 3), die in anderen Fällen die genetische Isolierung nahverwandter sympatrischer Arten gewährleistet. Die damit eingeleitete Entwicklung, die zur artlichen Trennung hätte führen können, ist jedoch gleichsam auf halbem Wege stehen geblieben: Die beiden Gruppen verteten sich geographisch und bilden in der Kontaktzone wenn auch stellenweise anscheinend in sehr beschränktem Masse Mischpopulationen, verhalten sich darin also wie artgleiche Rassen. Auch in den Biotopansprüchen, vor allem nistökologisch, sind sie einander zu ähnlich, als dass sich ihre Wohngebiete hätten übereinanderschieben können.
- 20. Die Untersuchungen über die Gesangsformen von Parus montanus und deren Beziehungen zum Gesang von P. palustris, P. atricapillus und P. carolinensis zeigen, dass gesangliche Merkmale (wie auch andere Stimmunterschiede) ein sehr wertvolles verwandtschafts- und verbreitungsgeschichtliches Hilfsmittel bilden können. Die bei unserer Art angetroffenen Verhältnisse mahnen aber auch zur Vorsicht bei der Verwendung dieses Merkmales: Ob zwei nahverwandte und äusserlich sehr ähnliche, aber räumlich getrennte Formen als zwei verschiedene Arten zu betrachten sind oder nicht, lässt sich anhand des Gesangsunterschiedes allein noch nicht entscheiden, selbst wenn die Divergenz nicht so gross ist, dass keine mehr auf den Gesang der anderen reagiert. In diesem Zusammenhang wird die Frage der artlichen Trennung von P. montanus und P. atricapillus erneut zur Diskussion gestellt.

SUMMARY

Studies of the geographical variation in voice, of the ecology and of the distributional history of *Parus montanus* Conrad.

- (a) Calls and song (Section II)
- 1. Besides the different calls, three kinds of song were described: juvenile song, threat song (rattle) and territorial song (series of whistles). In contrast to earlier statements the latter is the true song of the species in the normal biological sense.
- 2. Parus montanus in the alpine zone, i. e. the «nominate montanus group» («Alpine Tit»), differs markedly in its territorial song from the other populations, i. e. the «salicarius group» («Willow Tit»). Neither of these songs is known to show geographical variation, at least throughout the European range of the species. The comparison of the sonograms shows (1) that the Alpine Tit's song closely resembles that of the American Parus atricapillus (and to a lesser degree that of P. carolinensis); and (2) that there is a remarkable similarity between the territorial song of the Willow Tit and that of the Marsh Tit (Parus palustris). Thus, the Willow Tit resembles the closely related but specifically distinct P. palustris more closely than it does the Alpine Tit with which it is conspecific.
- 3. The behaviour of the birds to song and their reply to imitations of their songs is described. The difference between the song of the Willow Tit and Alpine Tit is so great that they do not «understand» each other, i. e. they do not reply, as they would to songs of their own kind.
- 4. Observations on young Alpine Tits taken from the nest, though not before an age of about 12 days, and raised by hand suggest that the type of the territorial song is probably innate, but it is stressed that proper Kaspar-Hauser experiments are necessary to establish this definitely.
- (b) The distribution of the «alpine» song (Section III)
- 5. The distribution of the alpine song is determined from numerous observations by the author and others (Fig. 2 and 3). It encloses nearly the whole range of the Alps and within this area no bird with the «normal» (i. e. Willow Tit) song was found. Outside the Alps, the alpine song has been reported only in south Finland, and that was from two birds singig both songs. Nowhere does altitude affect the distribution of the two songs.
- 6. The boundary between the two songs' distribution area is so sharp in places that one hears only the normal type on one side of the valley, and only the alpine type on the other
- 7. Mixed zones have been recognised in three places along the boundary, and in these the same individual may utter both types of the song, and imitations of both songs evoke a reply. The two Swiss mixed zones are very narrow (about 3—10 km.) and enclose a single ridge of mountains. The other, in south Bavaria, is in flatter prealpine country and is correspondingly larger (about 50 km.).
- 8. Allowing for the uncertainty of the situation in eastern and southeastern Europe, the distribution of the alpine song agrees with that of the geographical race P. m. montanus. JOUARD (1936, 1941) has shown that there is a boundary between the geographical races in the neighbourhood of the Vierwaldstättersee (Pilatus/Stanserhorn) and this is also the boundary between the song types. The same applies in the Bavarian zone of mixed song, which is also the transition area between the morphological forms salicarius and montanus. Thus the alpine song is distributed like the other characters which diagnose the race montanus.
- 9. From the Swiss and French Jura there is, as yet, only one definite record of the alpine song, all others being normal.
- (c) Ecology (Section IV)
- 10. The species, both *P. m. montanus* and *salicarius*, breed in many different kinds of woodland, provided that there is rotten wood in which a nesting hole can be hacked out, or that other species competing for available nest holes are absent. While, from the food point of view, the species can be regarded as euryoecious, in its nesting requirements it is stenoecious. In its feeding habits *P. m. montanus* is more like *P. palu-*

stris, from which it is usually vertically separated, than P. m. salicarius, which often shares its habitat with palustris.

- 11. My own and other observations show that *P. montanus* is commonly driven out of its nesting hole by other small hole-breeders, particularly Marsh, Blue and Coal Tits. Presumably it possesses a weaker disposition to fight over nest-holes because it is able, unlike the other species, to make its own. The species can therefore maintain itself only where there is sufficient rotten wood for a nest hole (or in exceptional cases an artificial hole), or where there are a few or no competitors that is to say, in pure conifer forest or in the mountains.
- 12. There always appears to be a certain amount of hostility between *P. montanus* and the closely related Marsh Tit (*Parus palustris*) and many observations show that in such encounters the Marsh Tit is the winner. *P. montanus* is usually most numerous where the Marsh Tit is absent.
- (d) Distributional history (Section V)
- 13. The compactness of the area where the alpine song occurs, its peculiar boundary along the northern edge of the Alps and the existence of zones of mixed song in the contact area with the normal form can be satisfactorily explained only if the alpine song were characteristic of that population which, together with the forests, invaded the Alps after the Last Glaciation. These birds, the Alpine Tits, are, according to this view, not a post-glacial mountain form derived from the Willow Tits, which at that time entered Europe from the east, but the descendants of a *P. montanus* population which inhabited the Alpes before the Last Glaciation and which was thrust southwards during the glaciation to the forest refuges from which they later spread again into the Alps.
- 14. Thus, Alpine and Willow Tits are two groups of *Parus montanus* which came in contact with one another after the Last Glaciation on the northern edge of the Alps, and have, in places, hybridized, in places remained separate. The Alpine Tit is the older form, i. e. the one which occurred earlier in Europe. The absence to-day of *P. montanus* in the Pyrenees cannot be explained merely by climatic factors, and suggests that the species did not inhabit these mountains in the Last Interglacial, i. e. that its distribution was strictly alpine (or perhaps boreoalpine).
- 15. The distribution of the alpine song confirms the view of VOOUS (1960) based en zoo-geographical evidence about the ancestors of the Alpine Tit. So does the agreement of the findings of *Parus montanus* and *Dendrocopos major*, indicating that the alpine forms of both these species must be regarded as relics from the Last Interglacial and not as mountain forms which have arisen post-glacially from the lowland races.
- 16. The significance of the single record of mixed song in south Finland cannot at present be assessed, but further evidence for the idea of a boreal population with an «alpine» song would be extremely interesting for our understanding of the distributional history of the species.
- 17. The individuals occasionally referred to as *P. m. submontanus*, from the south Bavarian foothills of the Alps, intermediate between *salicarius* and *montanus* are, as their song shows, not a pure blooded intermediate form in the sense of a «cline», but hybrids between both races, and should therefore be referred to as *P. m. salicarius* × *montanus*, if one wishes to give them their appropriate nomenclature.
- 18. From the evidence of their song and according to JOUARD (1936, 1941) of their morphological features, *P. montanus* of the Jura belong to the salicarius group and not to the race montanus (as proposed by VAURIE, 1959).
- 19. The divergence in song between the racial groups montanus and salicarius has reached a stage (see 3.) which, in other cases, guaranteed the genetic isolation of closely-related sympatric species, but in this case the incipient separation has, so to speak, halted half-way: both groups replace one another geographically and form mixed populations (even if apparently to a small extent), that is, they behave as true races. With regard to their habitat, and specially nesting requirements, they are too similar to overlap.
- 20. The studies of the songs of *Parus montanus*, and their relation to the songs of *P. palustris*, *P. atricapillus* and *P. carolinensis* show that song characters (and also other differences in voice) can be a very valuable aid to understandig relationship and distributional history. The relations found in this species also cautions one, however, about the use of such characters: whether or not one should regard two closely-related and out-

wardly similar, but spatially separated forms, as two distinct species should not be decided only on the basis of the song differences, even when the divergence is so great that they both no longer react to the song of the other population. This leads to the question whether the specific separation of *P. atricapillus* and *P. montanus* is really justified.

ZITIERTE LITERATUR

AMANN, F. (1954): Neuere Beobachtungen an Weiden- und Alpenmeisen, Parus atricapillus, mit vergleichenden Angaben über die Nonnenmeise, Parus palustris. Orn. Beob. 51: 104—109.

BAILLY, J. B. (1854): Ornithologie de la Savoie. Vol. 3. Chambéry.

BENSON, C. W. (1948): Geographical voice-variation in African birds. Ibis 90: 48—71. BERNHOFT-OSA, A. (1923): Beiträge zur Ornis von Voss in Norwegen. Mitt. Vogelw. 22: 40—47.

BERNDT, R. (1958): Die Weidenmeise, Parus atricapillus, als Brutvogel in trockenster Kiefernheide. Anz. Orn. Ges. Bayern 5: 108—112.

BERTRAM, K. (1905): Materialien zur bayerischen Ornithologie; Allgemeiner Bericht. Verh. Orn. Ges. Bayern 5: 376 und 9: 68—222.

BERTSCH, K. (1953): Geschichte des deutschen Waldes. Jena

Bruns, H. (1959): Weidenmeise brütet im Juni/Juli in trockener Kiefernheide Südoldenburgs. Orn. Mitt. 11: 87–88.

CONRAD, TH. (1827): Nachrichten über die Sumpf-Meise (Mönchs-Meise) — (Parus palustris Linn.) Neue Alpina 2: 30—36.

CORTI, U. A. (1943): Ornithologische Notizen aus dem Berner Oberland. Orn. Beob. 40: 89-101.

— (1947 a): Parus atricapillus. Orn. Beob. 44: 67—68.

— (1947 b): Führer durch die Vogelwelt Graubündens. Chur.

DANCKER, P., und MOELLER, J. (1957): Bemerkungen über die Weidenmeise (Parus atricapillus) im südöstlichen Niedersachsen. Beitr. z. Naturk. Nied. Sachs. 10: 76—80.

Desfayes, M. (1950): Les hivernants du coteau de la rive droite du Rhône en Valais. Nos Ois. 20: 154—155.

- (1951): Notes sur le «cri de rut» du Pinson en Valais. Nos Ois. 21: 31-34.

DOTTERWEICH, H. (1925): Die Variabilität der Vogelstimmen. Mitt. Vogelw. 24: 25—30. DURANGO, S. (1944): Einige vergleichende Bemerkungen über die Biologie von Parus atricapillus borealis Selys und Parus palustris L. Ornis Fennica 21: 33—42.

ENGEL, H. (1952): Die Verbreitung der Haubenmeise, Parus cristatus L. Bonn. Zool. Beitr.

3: 41—74.

FATIO, V. (1899): Faune des Vertébrés de la Suisse. Vol. 2 (1). Genf u. Basel.

FOSTER, J., und GODFREY, C. (1950): A study of the British Willow-Tit. Brit. Birds 43: 351-361.

FRANKE, H. (1953): Vogelruf und Vogelsang. Wien.

GIBB, J. (1960): Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. Ibis 102: 163—208.

GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. Aarau.

GOMPERTZ, T. (1961): The vocabulary of the Great Tit. Brit. Birds 54: 369—394, 409—418. GROEBBELS, F. (1938): Zur Okologie und Fortpflanzungsbiologie der Weidenmeise. Vogelwelt 63: 40—42.

GUGG, C. (1956): Zur sommerlichen Avifauna der südlichen Abruzzen. J. Orn. 97: 202-

HALLER, W. (1948): Die Graumeise als Brutvogel im Napfgebiet. Vögel d. Heimat 18: 195.
 — (1951): Unsere Vögel. Artenliste der schweizerischen Avifauna. Aarau.

— (1953): Mönchsmeisen am Bachtel. Tierwelt 63: 1021-1023.

HARRISON, J. M., und PATEFF, P. (1937): Ornithology of Thrace and Southern Bulgaria.

Ibis 79: 582—625.

HARTERT, E. (1910): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Bd. 1. Berlin. (Mit Ergänzungsband, S. 191—194, Berlin 1933/34.)

HAURI, R. (1954): Die Vogelwelt des Sumpfgebietes von Lauenen im Berner Oberland. Orn. Beob. 51: 58—66. HAURI, R. (1960): Zum Vorkommen der Weidenmeise im höheren bernischen Mittelland. Orn. Beob. 57: 264—265.

HEDEMANN, H. VON (1956): Ornithologische Ferienbeobachtungen in Südtirol. Orn. Mitt. 8: 1—3.

HEIM DE BALSAC, H. (1929): Remarques ostéologiques, éthologiques et oologiques sur Parus atricapillus subrhenanus Kl. et Jord. Alauda 1: 305—335.

HENRICI, P. (1942): Vara faglar i Norden, Vol. 1. Stockholm.

HILDEBRANDT, H. (1922): Ornithologische Beobachtungen in der Umgebung Mittenwalds (Oberbayern). Orn. Mber. 30: 101—106.

HINDE, R. A. (1952): The behaviour of the Great Tit (Parus major) and some other related species. Leiden.

HOFFMANN, B. (1927): Ornithologisches von einer Reise in die Alpen. Verh. Orn. Ges. Bayern 17: 510—534.

 (1928): Ornithologisches von einer Reise nach der Schweiz. Verh. Orn. Ges. Bayern 18: 75—107.

 (1930): Ornithologische Beobachtungen auf einer Reise durch die Tschecho-Slowakei, Ober-Österreich, Salzburg, Kärnten, Tirol und Süd-Bayern. Verh. Orn. Ges. Bayern 19: 185—210.

HOLDHAUS, K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Innsbruck.

HORTLING, I. (1921): Parus borealis Selys. Orn. Mber. 29: 57-60.

HOWARD, H. E. (1900): Variation in the Notes and Songs of Birds in Different Districts. Zoologist 58: 382.

HUXLEY, J. (1942): Evolution. The modern Synthesis. London.

JOHANSEN, H. (1944): Die Vogelfauna Westsibiriens. 2. Teil, 1. Forts. J. Orn. 92: 145—204.
JOHNSTON, T. L. (1936): Nesting habits of the Willow-Tit in Cumberland. Brit. Birds 29: 378—380.

JOUARD, H. (1933): Etude sur la reproduction de la Mésange alpestre. Alauda 5: 42-100.

 (1936): Révision systématique des formes eurasiatiques et spécialement alpestres de Parus atricapillus, avec un aperçu de ses formes «chinoises», «japonaises» et «américaines». Alauda 8: 342—471.

 (1937): Nouvelles stations de la Mésange des Saules dans l'Est de la France. Alauda 9: 223—224.

- (1941): Plasticité de la Mésange boréale. Schweiz. Arch. Orn. 1: 511-534.

KLEINSCHMIDT, O. (1912-1922): Parus salicarius. Berajah. Halle a. S.

KLUIJVER, H. N., und TINBERGEN, L. (1953): Territory and the regulation of density in Titmice. Arch. Neerl. Zool. 10: 265—289.

KOEHLER, O. (1951): Der Vogelgesang als Vorstufe von Musik und Sprache. J. Orn. 93: 3-20.

KOLTHOFF, G., und JÄGERSKIÖLD, L. A. (1926): Nordens Faglar. Stockholm, 2. Aufl. LACK, D. (1943): The life of the Robin. London.

- (1955): British Tits in nesting-boxes. Ardea 43: 50-84.

LEHTONEN, L. (1950): Marsh Tit (*Parus palustris* L.) in Finland. Ornis Fenn. 27: 97—109. LÖVENSKIOLD, H. L. (1947): Handbok over Norges Fugler. Oslo.

LUMLEY, E. D. (1934): The «Phoebe» call of the Chickadee. Auk 51: 239-240.

MAKATSCH, W. (1950): Die Vogelwelt Macedoniens. Leipzig.

MARLER, P. (1956 a): Über die Eigenschaften einiger tierlicher Rufe. J. Orn. 97: 220—227.

— (1956 b): The voice of the Chaffinch and its functions as a language. Ibis 98: 231—

261.

YR. E. (1928): Weidenmeisen-Beobachtungen (Parus atricapillus salisavius Probas)

MAYR, E. (1928): Weidenmeisen-Beobachtungen (Parus atricapillus salicarius Brehm). J. Orn. 76: 462—470.

- (1942): Systematics and the Origin of Species. New York.

— (1951): Speciation in Birds. Proc. Xth intern. Orn. Congr. 1950: 91-131.

(1956): Gesang und Systematik. Beitr. Vogelk. 5: 112-117.

MEISE, W. (1936): Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus- und Weidensperlinge. J. Orn. 84: 631—672.

MERIKALLIO, E. (1946): Über regionale Verbreitung und Anzahl der Landvögel in Südund Mittelfinnland, besonders in deren östlichen Teilen, im Lichte von quantitativen Untersuchungen. II. Teil. Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 12 (2): 1—119.

MEYLAN, O. (1930): Remarques sur Parus atricapillus du Valais, Suisse. Alauda 2: 77—84. MEYLAN, O., und HALLER, W. (1946): Artliste der schweizerischen Vögel. Aarau.

MORBACH, J. (1940): Vögel der Heimat, Bd. 2. Esch/Alzette.

MOREAU, R. E. (1954): The main vicissitudes of the European avifauna since the Pliocene. Ibis 96: 411-431.

MORLEY, A. (1953): Field observations on the biology of the Marsh Tit. Brit. Birds 46: 332—346.

MÜLLER, A. (1922): Beobachtungen zwischen Bad Aibling und dem Wendelstein. Verh. Orn. Ges. Bayern 15: 77—98.

 — (1927): Beobachtungen zwischen Kufstein und dem Scheffauer Kaiser. Anz. Orn. Ges. Bayern 1: 110.

— (1930): Ornithologische Beobachtungen aus dem Gebiet des Maisinger Sees. Verh. Orn. Ges. 19: 3—102.

NATORP, O. (1905): Beobachtungen über Sumpfmeisen in Schlesien. Orn. Mber. 30: 256—259

NIETHAMMER, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde. Bd. 1. Leipzig.

ODUM, E. (1941): Annual Cycle of the Black-Capped Chickadee, Parus a. atricapillus. Auk 58: 314-333, 518-535.

— (1942): Annual Cycle of the Black-Capped Chickadee. Auk 59: 499—531.

PALMGREN, P. (1927): Die Haubenmeise (Parus cristatus) auf Aland. Act. Soc. Fauna Flora Fenn. 56 (15): 1—12.

(1930): Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands. Act. Zool. Fenn. 7: 1—218.

PEITZMEIER, J. (1955): Zur Deutung des «Regenrufes» des Buchfinken (Fringilla coelebs L.). J. Orn. 96: 147—152.

PROMPTOFF, A. N. (1930): Die geographische Variabilität des Buchfinkenschlags (Fringilla coelebs L.) in Zusammenhang mit etlichen allgemeinen Fragen der Saisonvogelzüge. Biol. Zentralbl. 50: 478—503.

PROMPTOFF, A. N. et al. (1940): Oiseaux. Moskau.

REINSCH, A. (1960): Weidenmeise (Parus atricapillus) brütet im trockenen Kiefernwald. Orn. Mitt. 12: 216.

RENSCH, B. (1954): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart.

RINGLEBEN, H. (1937): Beobachtungen über Faunistik und Biologie der Weidenmeise in der Umgebung von Hannover, I u. II. Orn. Mschr. 62: 83—94, 97—110.

SALOMONSEN, F. (1935): Zur Dialekt-Bildung bei der Goldammer (Emberiza citrinella L.). Anz. Orn. Ges. Bayern 2: 346—351.

SAUER, F. (1955): Zum Problem der Grasmückengesänge. Orn. Mitt. 7: 161—165.

SCHÜZ, E. (1925): Über Verbreitung und Stimme unserer einheimischen Mattkopf-Graumeise. Mitt. Vogelw. 24: 5—9.

SCHWARZ, M. (1948): Zur Verwendung der Bezeichnung «Graumeise». Orn. Beob. 45: 191—192.

(1953): Das Leiern der Mönchsgrasmücke, Sylvia atricapilla. Orn. Beob. 50: 3—9.
 SICK, H. (1939): Über die Dialektbildung beim «Regenruf» des Buchfinken. J. Orn. 87: 568—592.

SÖDERBERG, R., ARMINGTON, S., und LUNDIN, H. (1951): Alla Nordens faglar. Stockholm. SNOW, D. W. (1954a): Trends in geographical variation on palearctic members of the genus *Parus*. Evolution 8: 19—28.

- (1954b): The habitats of Eurasian tits. (Parus spp.) Ibis 96: 565-585.

(1955): Geographical variation of the Coal Tit, Parus ater L. Ardea 43: 195—225.
(1956): The specific status of the Willow Tit. Bull. Brit. Orn. Club 76: 29—31.

STADLER, H. (1926): Stimmenstudien. Ber. Ver. Schles. Orn. 12: 22—38.

— (1930): Vogeldialekt. Alauda 2, Suppl.: 1—66.

— (1931): Elektrophonographische Aufnahmen von Vogelstimmen. Verh. VII. Intern. Orn. Kongr. 1930: 496—499.

 (1958): Vogelstimmen in den Bergen. Jahrb. Ver. z. Schutze d. Alpenfl. u. Tiere 1958.

STEIN, G. (1927 a): Beitrag zur Fortpflanzung der märkischen Weidenmeisen. Beitr. Fortpfl. biol. Vög. 3: 116—119.

- (1927b): Weitere Mitteilungen zur Fortpflanzung der märkischen Weidenmeisen. Beitr. Fortpfl. biol. Vög. 3: 155-159.

 (1928): Bemerkungen zur Fortpflanzung von Weidenmeise und Wiedehopf. Beitr. Fortpfl. biol. Vög. 4: 197—200. STEINBACHER, G. (1948): Der Einfluss der Eiszeit auf die europäische Vogelwelt. Biol. Zentralbl. 67: 444-456.

STEINBACHER, G. und J. (1943): Über die Entstehung und das Alter von Vogelrassen. Zool. Anz. 141: 141—147.

STRESEMANN, E. (1918 a): Drei Jahre Ornithologie zwischen Verdun und Belfort. Verh. Orn. Ges. Bayern 13: 245—288.

 (1918b): Ein Beitrag zur Kenntnis der Brutvögel der Voralpen. Verh. Orn. Ges. Bayern 13: 337—345.

— (1919a): Über die europäischen Baumläufer. Verh. Orn. Ges. Bayern 14: 37—74.

— (1919 b): Über die Formen der Gruppe Aegithalos caudatus und ihre Kreuzungen. Beitr. Zoogeogr. paläarkt. Region, 1: 3—24.

— (1919 c): Über die europäischen Gimpel. Beitr. Zoogeogr. paläarkt. Region, 1:

 (1920): Die Herkunft der Hochgebirgsvögel Europas. Jb. Cl. Nederl. Vogelk. 10: 71-93.

— (1922): Aus den Alpen zwischen Isar und Lech. Orn. Mber. 30: 49—53.

— (1943): Okologische Sippen-, Rassen- und Artunterschiede bei Vögeln. J. Orn. 91:

— (1957): Eine ornithologische Studienfahrt in den Parco Nazionale d'Abruzzo.
 J. Orn. 98: 1—21.

STRESEMANN, E., und SACHTLEBEN, H. (1920): Über die europäischen Mattkopfmeisen (Gruppe Parus atricapillus). Verh. Orn. Ges. Bayern 14: 228—269.

THIELCKE, G. (1961): Stammesgeschichte und geographische Variation des Gesanges unserer Baumläufer (Certhia familiaris L. und Certhia brachydactyla Brehm). Z. Tierpsych. 18: 188—204.

(1962a): Die geographische Variation eines erlernten Elementes im Gesang des Buchfinken (Fringilla coelebs) und des Waldbaumläufers (Certhia familiaris). Vogelwarte 21: 199—202.

— (1962b): Versuche mit Klangattrappen zur Klärung der Verwandtschaft der Baumläufer Certhia familiaris L., C. brachydactyla Brehm und C. americana Bonaparte. J. Orn. 103: 266—271.

THORPE, W. H. (1961): Bird-Song. The Biology of Vocal Communication and Expression in Birds. Cambridge.

TISCHLER, F. (1941): Die Vögel Ostpreussens. Bd. 1. Berlin.

TOMEK, R. (1942): Begattung bei der Weidenmeise. Beitr. Fortpfl. biol. Vög.: 172.

Troller, J. (1922): Die Weidenmeise. Ihre Unterarten in der Schweiz. Orn. Beob. 20: 17—21, 33—37.

VAURIE, C. (1951): Adaptive differences between two sympatric species of Nuthatches (Sitta). Proc. Xth. Intern. Orn. Congress 1950: 163—166.

— (1957): Systematic notes on Palearctic birds. No. 27 Paridae: the genera *Parus* and *Sylviparus*. Amer. Mus. Novit. 1852: 1—43.

— (1959): The birds of the Palearctic fauna. Passeriformes. London.

Voous, K. H. (1947): On the history of the distribution of the genus *Dendrocopos*. Limosa 20: 1—142.

— (1949): Distributional history of Eurasian bullfinches, genus *Pyrrhula*. Condor 51: 52-81.

- (1960 a): Atlas van de Europese Vogels. Amsterdam.

— (1960b): Über die Herkunft der subalpinen Nadelwaldvögel Mitteleuropas. Orn. Beob. 57: 27—37.

Voous, K. H., und Amann, F. (1951): Die Alpenform des grossen Buntspechtes. (Dendrocopos major alpestris Reichenbach) im Lötschental. Orn. Beob. 48: 172—173.

VOOUS, K. H., und VAN MARLE, J. G. (1953): The distributional history of the Nuthatch, Sitta europaea. Ardea 41 (Suppl.): 1—68.

WALPOLE-BOND, J. (1931): Field-reflections on the nesting, songs and cries of the British Marsh- and Willow-Titmice. Brit. Birds 24: 319—322.

WERFFT, G., und KUMERLOEVE, H. (1957): Weidenmeisen im Osnabrücker Lande. Beitr. Naturk. Niedersachs. 10: 81—83.

WETTSTEIN, O. (1929): Über Parus atricapillus submontanus Kleinschm. u. Tschusi in Niederösterreich. Anz. Orn. Ges. Bayern 2: 16—18.

WITHERBY, H. F., et al. (1940): The Handbook of British Birds. Vol. 1. London.