

Entwicklungen in der ornithologischen Kommunikationsforschung

Valentin Amrhein



AMRHEIN, V. (2013): Developments in ornithological communication research. Ornithol. Beob. 110: 295–306.

Functional communication research explores the relations between bird song and mate choice or territory defence. This is usually done by examining the time of day or season when a bird sings, and how it uses particular songs or singing strategies, i.e. what role it takes in singing interactions with rivals. Male Nightingales *Luscinia megarhynchos* can be heard singing at night until the beginning of June. However, males singing that late in the season are usually unpaired, since males cease nocturnal singing after pair formation. Nocturnal song of males apparently serves to attract a mate, and mate-searching females indeed prospect the breeding area mostly at night. At dawn, however, both paired and unpaired males are singing, suggesting that dawn singing is important to announce territory occupancy to prospecting males. As aggressive signals, male Nightingales often use trills with a wide frequency bandwidth and high element repetition rate, or overlap the songs of a rival in singing interactions. Currently, communication research is being broadened both at a temporal and a spatial scale: microphone arrays are being used to record several males in a neighbourhood to study communication networks; further, spatial movements of singing rivals and long-term influences of singing interactions on territorial behaviour are increasingly being taken into account. At present, almost no information is available on the song of long-distance migrants at their African wintering sites. In Ghana, in the beginning of February, we found a high density of Nightingale territories in the derived savanna, and Nightingales were singing at dawn and throughout the day, but not at night. A current field of research is the singing behaviour at urban study sites. However, it is almost completely unknown how wild bird feeding affects song and ecology of birds within our towns and cities, offering the opportunity to break new scientific ground in one's own garden.

Valentin Amrhein, Zoologisches Institut, Universität Basel, Vesalgasse 1, CH-4051 Basel, und Forschungsstation Petite Camargue Alsacienne, Rue de la Pisciculture, F-68300 Saint-Louis, E-Mail v.amrhein@unibas.ch

«Nicht eigentlich scheu, aber recht heimlich.»
Glutz von Blotzheim & Bauer (1988) über die
Nachtigall (Handbuch der Vögel Mitteleuropas
Band 11, S. 188)

Warum singen Vögel? Man kann ein Verhalten wie den Vogelgesang mindestens aus vier Blickwinkeln studieren, nämlich unter den Aspekten Mechanismus, Entwicklung, Funktion

und Stammesgeschichte (Tinbergen 1963). Entsprechend sind vier Beispiele von Erklärungen für den Vogelgesang: (1) Ein Luftstrom durch das Stimmerzeugungsorgan Syrinx versetzt die Membranen in Schwingung. (2) Vögel haben den Gesang von ihrem Vater und benachbarten Vögeln gelernt. (3) Die ♂ locken mit Gesang Paarungspartner an und schrecken Rivalen ab. (4) Unsere Singvögel stammen von vermutlich

stimmbegabten Vorfahren ab. Alle diese Blickwinkel sind gleichberechtigt und böten Stoff für lange Übersichtsarbeiten. Eine knapp und verständlich gehaltene Zusammenfassung der derzeit diskutierten Themen und Variationen füllt mit Leichtigkeit die 300 Seiten des Lehrbuchs «Bird Song» von Catchpole & Slater (2008). Aber Vogelgesang ist viel mehr als nur ein interessantes Thema für die Grundlagenforschung: Bestandserfassungen der Brutvögel sind zu grossen Teilen akustische Erfassungen singender ♂. Die Vögel in unseren Gärten sind, wenn sie nicht gerade am Futterhäuschen fressen, wahrscheinlich am auffälligsten und beliebtesten durch ihren Gesang. Ein so heimlicher Vogel wie die Nachtigall *Luscinia megarhynchos* ist kaum mit dem Fernglas zu beobachten, sondern eher mit den Ohren wahrzunehmen. Schliesslich singen die Nachtigallen-♂, zumindest wenn sie unverpaart sind, fast rund um die Uhr (mit Ausnahme der zweiten Stunde nach Sonnenuntergang; Amrhein et al. 2007, Roth et al. 2012). Ausserdem singen Nachtigallen mit etwa 90 Dezibel Schalldruckpegel, gemessen in 1 m Entfernung (Brumm 2004) und gehören damit zu den grössten «Lärmquellen» in freier Natur.

Die klassischen Methoden der ornithologischen Kommunikationsforschung sind das Aufnehmen von Rufen und Gesängen, die grafische Darstellung und Analyse der Lautäusserungen mithilfe von Sonagrammen und das experimentelle Vorspielen von Gesang («Playback») in oder bei Vogelrevieren. Es geht aber auch noch klassischer: Für viele der Studien zur Gesangsaktivität, die ich im nächsten Abschnitt besprechen werde, braucht man kein Mikrofon und keinen Lautsprecher. Man braucht nur ein Gehör, und eventuell noch Papier und Bleistift.

Im Folgenden gebe ich einen persönlichen Abriss über Entwicklungen in der ornithologischen Kommunikationsforschung. Als Fallbeispiele bediene ich mich hauptsächlich unserer eigenen Untersuchungen in der Petite Camargue Alsacienne vor den Toren von Basel (www.camargue.unibas.ch). Der Schwerpunkt wird auf dem funktionalen Blickwinkel liegen, also auf der evolutionsbiologischen Frage, wie der Vogelgesang mit Partnerwahl

oder Revierverteidigung zusammenhängt und damit letztlich den Fortpflanzungserfolg beeinflusst. Anschliessend gebe ich eine wiederum persönliche Einschätzung, in welche Richtung die Forschung gegenwärtig steuert, und streife auch den Aspekt der Entwicklung von Vogelgesang sowie angewandte Forschung im eigenen Garten.

Ich beginne mit den drei Fragen, auf die sich unsere Forschungsgruppe, aber auch die Kolleginnen und Kollegen in aller Welt in den letzten Jahrzehnten wohl am stärksten konzentriert haben: Was sagt uns das zeitliche Auftreten über die Funktion des Gesangs? Welche Funktion haben einzelne Gesangselemente? Welche Funktion haben verschiedene Gesangsstrategien, also die Art und Weise, wie ein ♂ seinen Gesang in Interaktionen mit Rivalen einsetzt?

1. Wann und für wen singen Vögel?

«Als Funktion des Nachtgesangs wurde vor allem auf Grund seiner sofortigen Einstellung nach erfolgter Paarbildung die Anlockung nächtlich ziehender Weibchen angenommen.»
Glutz von Blotzheim & Bauer (1988) über die Nachtigall (Handbuch der Vögel Mitteleuropas Band 11, S. 157)

Offenbar singen unsere Vögel am meisten im Frühjahr. Die ersten quantitativen Erhebungen, die zeigten, dass dieser Gesangshöhepunkt tatsächlich mit dem Brutgeschehen korreliert, wurden jedoch erst in den Siebzigerjahren durchgeführt: Catchpole (1973) fand für Teichrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus* und Schilfrohrsänger *A. schoenobaenus* und Slagsvold (1977) für über 20 verschiedene Singvogelarten, dass die Anzahl singender ♂ in einer Population jeweils einige Tage vor Beginn der Eiablage am höchsten ist.

In der Petite Camargue Alsacienne haben wir ähnliche Untersuchungen an Nachtigallen durchgeführt. Anders als bei den oben genannten Pionierarbeiten wussten wir, in welchem Stadium des Brutzyklus sich die ♀ der singenden ♂ befanden, weil wir die Tiere beringten und die Eiablage beobachteten (Amrhein et al. 2002, 2004a). Es macht durchaus einen Unterschied, ob man die Gesangsaktivität einer gan-

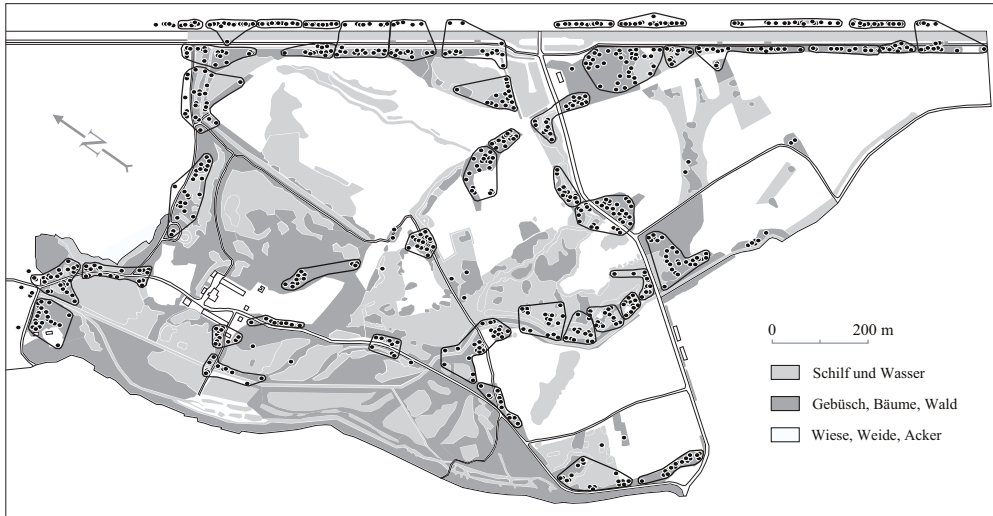


Abb. 1. Reviere männlicher Nachtigallen im Jahr 2002 in der Petite Camargue Alsacienne. Punkte kennzeichnen Orte, an denen mindestens einmal ein singendes ♂ gehört wurde. Gesangsorte des jeweils gleichen ♂ sind durch Linien umrahmt, die damit die ungefähren Grenzen der Reviere markieren. – *Territories of male Nightingales in 2002 in the Petite Camargue Alsacienne. Points indicate locations with at least one observation of a singing male. Song posts of individual males are framed by lines, thus indicating the approximate borders of territories.*

zen Population zusammenfasst, ohne den Brutzyklus einzelner Tiere zu berücksichtigen, oder ob man die ♂ individuell studiert. Dies sei im Folgenden illustriert.

Im Jahr 2002 machten wir von Anfang April bis Anfang Juni täglich fünf Begehungen, bei denen wir auch das Fahrrad benutzten und die jeweils eine Stunde dauerten (Einzelheiten in Amrhein et al. 2004a). Vier Begehungen erfolgten zu festen Zeiten bei Tageslicht, eine weitere begann jeweils um Mitternacht. Die Gesangsorte der ♂ wurden auf Karten eingetragen. Am Ende der Feldsaison konnte damit auf der Karte rund um die Orte, an denen jeweils dasselbe ♂ gesungen hatte, eine Linie gezogen werden, die etwa die Reviergrenzen des ♂ markiert (Abb. 1).

Die Anzahl der in der Stunde nach Mitternacht singend angetroffenen ♂ stieg im Verlauf der Brutsaison steil an, bis zum Maximum am 25. April (Abb. 2). Die Anzahl nachtsingender ♂ nahm dann recht kontinuierlich ab, nur unterbrochen durch einen zweiten Höhepunkt vom 7. bis 9. Mai.

Können wir aufgrund dieses Bildes auf die Funktion des Nachtgesangs schliessen? Bis zum Ende der Brutsaison waren Nachtsänger in relativ grosser Anzahl zu hören. Scheinbar widerspricht also die populationsweite nächtliche Gesangsaktivität der eingangs zitierten Beobachtung, dass der Nachtgesang nach erfolgter Paarbildung sofort eingestellt wird (Glutz von Blotzheim & Bauer 1988). Des Rätsels Lösung ist wie folgt: Mit dem Eintreffen der ♂ stieg die Anzahl nachtsingender ♂ an. Ab dem 20. April trafen die ersten ♀ ein (Amrhein et al. 2004a, 2007). Wie wir von den individuell bekannten Nachtigallenpaaren wissen, hören die ♂ tatsächlich nach erfolgreicher Paarbildung auf, nachts zu singen (Amrhein et al. 2002, 2004a), was die ab dem 26. April abnehmende Anzahl an Nachtsängern erklärt. Der zweite, kleinere Höhepunkt Anfang Mai ist dann wohl der Tatsache geschuldet, dass etwa die Hälfte der verpaarten ♂ erneut für einige Nächte singen, wenn die ♀ Eier legen (Amrhein et al. 2002, 2004a). Zudem kommen bis Anfang Mai immer noch einige ♂ neu im Brutgebiet an, be-

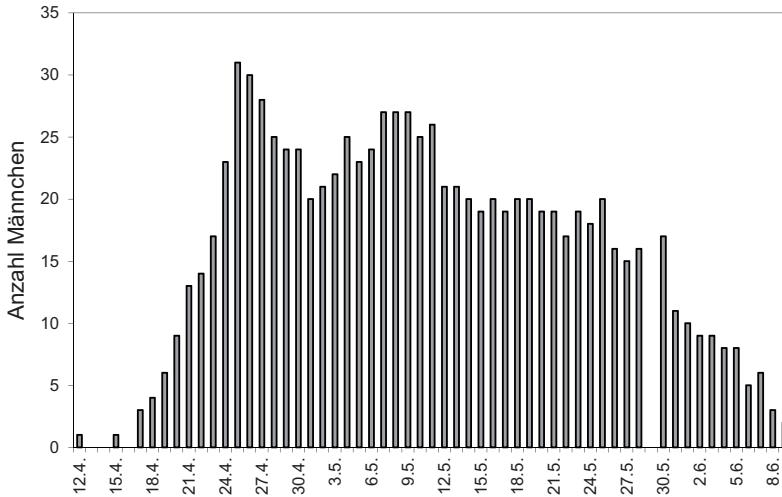


Abb. 2. Anzahl singender Nachtigallen-♂ in der Stunde nach Mitternacht im Jahr 2002 in der Petite Camargue Alsacienne. Am 29. Mai wurde aufgrund eines Festes zum Abschluss der Feldsaison keine nächtliche Begehung durchgeführt. – *Numbers of male Nightingales singing in the hour after midnight in 2002 in the Petite Camargue Alsacienne. On 29 May, there was a barbecue to celebrate the end of the field season instead of a nocturnal Nightingale census round.*

siedeln Reviere und singen nachts, bleiben aber oft unverpaart (Amrhein et al. 2007). In der Tat können je nach Studienjahr in der Petite Camargue Alsacienne bis zur Hälfte aller Nachtigallen-♂ unverpaart bleiben (Amrhein et al. 2004b, 2007, Amrhein & Zwygart 2004). Diese Junggesellen sind dann noch bis Anfang Juni nachts zu hören (Abb. 2).

Es bestätigt sich also, dass Nachtigallen nach erfolgter Paarbildung aufhören, nachts zu singen, was eine Funktion des Nachtgesangs zur Anlockung von ♀ nahelegt. Durch die telemetrische Verfolgung von ♀ in den ersten Tagen nach der Ankunft im Gebiet konnten wir zeigen, dass die Partnersuche tatsächlich nachts stattfindet: Die ♀ blieben tagsüber stationär und besuchten auf nächtlichen Erkundungsflügen mehrere ♂, bevor sie sich bei einem von ihnen niederließen (Roth et al. 2009). Im Gegensatz zu den partnersuchenden ♀ blieben reviersuchende ♂ nachts stationär und erkundeten die Petite Camargue ausschliesslich im Morgenchor in der Stunde vor Sonnenaufgang, wenn sowohl die verpaarten als auch die unverpaarten revierbesitzenden ♂ am meisten singen (Amrhein et al. 2004b).

Aufgrund der Untersuchungen, zu welcher Tageszeit und zu welcher Phase des Brutzyklus individuelle ♂ singen und wie dies mit Partnersuche und Reviersuche zusammenhängt, konnten wir also folgende Schlussfolgerungen ziehen: Der Nachtgesang der Nachtigallen dient vor allem zur Anlockung von ♀; Gesang während der Morgendämmerung ist vor allem dafür wichtig, reviersuchenden ♂ zu signalisieren, dass das eigene Revier schon besetzt ist. Wie oben gezeigt, ist bei der Interpretation der zeitlichen Muster von Gesangsaktivität allerdings zu beachten, dass die populationsweite Gesangsaktivität nicht unbedingt die Phasen des Brutzyklus der einzelnen Vögel widerspiegelt. Grund dafür ist, dass diese Phasen von Paar zu Paar um einige Tage verschoben sind, und dass unverpaarte ♂ ein anderes Gesangsverhalten zeigen als verpaarte ♂. Tatsächlich kamen Übersichtsarbeiten, die entweder nur populationsweite Gesangsaktivität oder nur das Verhalten individueller ♂ zusammenfassten, zu unterschiedlichen Interpretationen bezüglich der Funktionen des Gesangs (diskutiert in Roth et al. 2012). Nicht zuletzt macht das Beispiel der Nachtigall deutlich, dass beim Brutvogel-

monitoring nicht unbedingt von singenden ♂ auf die Anzahl Brutpaare geschlossen werden kann: Nicht nur bleiben häufig einzelne ♂ unverpaart, sondern diese zeichnen sich auch noch oft durch hohe Gesangsaktivität aus und werden deshalb besonders leicht entdeckt (Amrhein et al. 2007).

2. Welche Gesangselemente dienen welchem Zweck?

Im Falle der Nachtigall dient also offenbar der Nachtgesang einem anderen Hauptzweck als der Gesang in der Morgendämmerung. Gibt es auch einzelne Gesangselemente, die entweder der Revierverteidigung gegen andere ♂ oder der ♀-Anlockung dienen? Von der amerikanischen Schwarzkopfmelie *Poecile atricapillus* ist zum Beispiel bekannt, dass sie zur Warnung vor Greifvögeln verschiedener Grösse und Gefährlichkeit verschiedenartige «chick-a-dee»-Alarmrufe benutzt; zudem wird die in den Alarmrufen codierte Information nicht nur von den Schwarzkopfmelien selber, sondern auch von anderen Arten wie dem Kanadagleiber *Sitta canadensis* verstanden (Templeton & Greene 2007). Bei Rohrammern *Emberiza schoeniclus* singen unverpaarte und verpaarte ♂ verschiedene Gesangstypen, was nahelegt, dass der Gesangstyp der Junggesellen vor allem der ♀-Anlockung dient (Brunner & Pasinelli 2010).

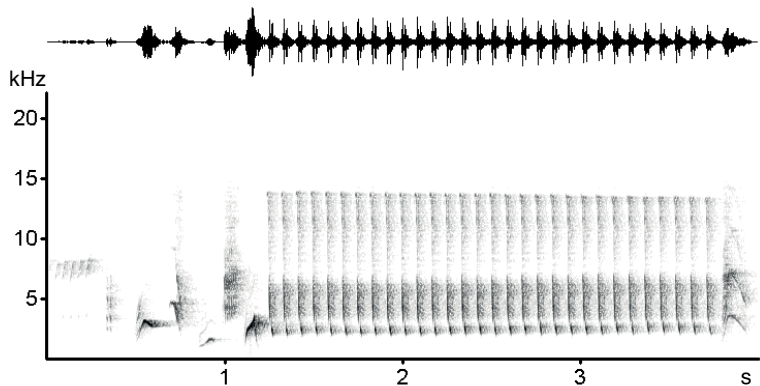
Bei Nachtigallen singt jedes ♂ etwa 200 verschiedene Strophentypen (Kipper et al. 2004); eine funktionale Zuordnung einzelner Stro-

phentypen erscheint aufgrund dieser Menge schwierig. Allerdings kann man die Strophentypen nach ihren strukturellen Besonderheiten gruppieren. Etwa 20 % aller Strophen enthalten sogenannte «rapid broadband trills», also Triller, deren einzelne Elemente über einen weiten Frequenzbereich (Tonhöhenbereich) gehen und sehr schnell wiederholt werden (Abb. 3). Da die Produktion von Klängen, die einen grossen Frequenzbereich abdecken, körperlich aufwendig ist, können solche Klänge nicht beliebig schnell aneinandergereiht werden (wie jeder Mensch selber feststellen kann, indem er oder sie schnell ansteigende Töne in schneller Abfolge singt oder spricht). Da das Singen von schnellen breitbandigen Trillern also etwas kostet, wird angenommen, dass ♂ in guter körperlicher Kondition besonders viele solcher Triller produzieren und Triller daher die «Qualität» der ♂ signalisieren können.

Tatsächlich singen ältere Nachtigallen-♂ schnellere und einen grösseren Frequenzbereich abdeckende Triller als jüngere ♂ (Sprau et al. im Druck). ♂ reagieren ausserdem stärker auf Gesang mit Trillern als auf Gesang ohne Triller (Schmidt et al. 2008, Sprau et al. 2010), und sie steigern den Anteil der Strophen mit Trillern, wenn durch Gesangs-Playback ein Rivale simuliert wird, der in der Nähe ihres Revieres singt (Kunc et al. 2006, Schmidt et al. 2006, Sprau et al. 2010). All dies legt nahe, dass schnelle Breitband-Triller als aggressive Signale empfunden und benutzt werden.

Ein anderer bekannter Strophentyp bei Nach-

Abb. 3. Oszillogramm (oben) und Sonagramm (unten: Frequenz in Kilohertz gegen Zeit in Sekunden) einer Nachtigallenstrophe, die einen schnellen Breitband-Triller enthält. Aus Sprau et al. (im Druck). – *Oscillogram (above) and spectrogram of a Nightingale song containing a rapid broadband trill. From Sprau et al. (in press).*



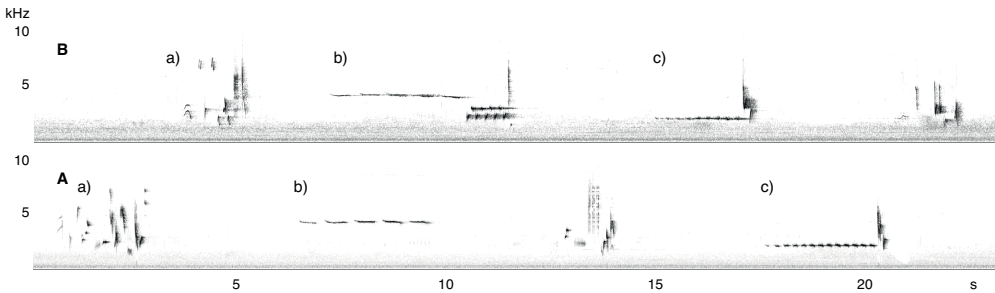


Abb. 4. Sonagramm einer Interaktion zwischen zwei Nachtigallen in der Petite Camargue Alsacienne 2009. (a) ♂ A beginnt, ♂ B antwortet mit einem ähnlichen, aber nicht dem gleichen Strophentyp. (b) ♂ A beginnt mit einer Pfeifstrophe, und nach dem ersten Pfiff überlappt ♂ B mit dem gleichen Strophentyp («type matching»), wobei die Pfeife exakt die gleiche Frequenz haben («frequency matching»); ♂ A bricht darauf die eigene Pfeifstrophe ab (der abschliessende Triller fehlt). (c) ♂ B beginnt mit einer Pfeifstrophe, ♂ A antwortet mit gleichem Strophentyp und gleicher Frequenz, aber ohne Überlappen. Aufnahme von P. Sprau. – *Spectrogram of a singing interaction between two male Nightingales in the Petite Camargue Alsacienne, 2009.* (a) male A sings a song and male B responds with a similar song type. (b) male A begins singing a whistle song, then after the first whistle, male B overlaps by matching both the song type and the exact frequency; male A therefore stops singing its song (the terminal trill is missing). (c) male B sings a whistle song and male A responds singing the same song type but does not overlap.

tigallen sind die sogenannten Pfeifstrophen oder «Schluchzer»: Etwa 20 % aller Strophen enthalten eine Abfolge leicht melancholisch klingender und zunehmend lauter werdender Pfeife auf konstanter Frequenz (Abb. 4). Im Gegensatz zum Anstieg der Häufigkeit von Strophen mit Breitband-Trillern singen Nachtigallen solche Pfeifstrophen seltener, wenn durch Gesangs-Playback ein Rivale simuliert wird (Kunc et al. 2006). Pfeifstrophen sind etwas häufiger im Nachtgesang als im Gesang während der Morgendämmerung (Naguib et al. 2011), und sie sind über grössere Distanzen unverfälscht hörbar, während bei Trillern der Frequenzumfang, der beim Empfänger wahrgenommen wird, bereits innerhalb weniger Meter stark abnimmt (Naguib et al. 2008). Diese Eigenschaften machen Pfeifstrophen zu einem Signal, das zur Anlockung nächtlich ziehender oder umherstreifender ♀ über grössere Entfernungen besonders geeignet erscheint.

3. Welche Gesangsstrategien dienen welchem Zweck?

Pfeifstrophen oder Strophen mit Trillern, die ein allein singendes ♂ präsentiert, können eine Botschaft an ♀ oder andere ♂ übermitteln. Aber

auch die Art und Weise, wie ♂ ihre Strophen in Interaktionen mit anderen ♂ einsetzen, kann als Signal dienen. Vögel können zum Beispiel mit gleichen Strophentypen oder mit Elementen der gleichen Frequenz auf den Gesang von Rivalen reagieren. Dieses «type matching» und «frequency matching» (Abb. 4) dient bei einigen Vogelarten als aggressives Signal (Searcy & Beecher 2009).

Eine andere Strategie ist, dem Rivale «ins Wort zu fallen», also die Strophen des anderen ♂ zeitlich zu überlappen (Abb. 4). Ähnlich wie bei uns Menschen wird solches Verhalten wohl als wenig höflich empfunden: Nachtigallen unterbrechen ihren Gesang öfter und länger, wenn die meisten ihrer Strophen mit einem interaktiven Playback überlappt werden (Schmidt et al. 2006). Bei einem solchen interaktiven Playback spielt der Forscher die Strophen einzeln per Lautsprecher ab und kann so auf den Gesang des Vogels reagieren.

Auch die ♀ achten auf die Gesangsstrategien, die ihre ♂ in Interaktionen mit anderen ♂ anwenden. Kohlmeisen-♀ *Parus major*, deren ♂ mit einem überlappenden interaktiven Playback zu kämpfen hatten, besuchten anschliessend häufiger Nachbar-♂ als wenn die Strophen des Playbacks mit den Strophen ihres ♂

ohne Überlappen abgewechselt hatten (Otter et al. 1999). Für Schwarzkopfmehnen konnte gar gezeigt werden, dass ♀ häufiger fremd gehen, wenn ihre ♂ einem sechsminütigen Playback ausgesetzt wurden, in dem die Strophen der ♂ überlappt wurden: In Nestern solcher ♂, die im Gesangs-Wettstreit mit dem Playback unterlegen waren, sass häufiger Jungtiere, die von anderen ♂ gezeugt worden waren (Mennill et al. 2002). Und bei Nachtigallen haben aggressivere ♂ offenbar einen höheren Verpaarungserfolg: ♂, die ein ♀ anlocken konnten, hatten vor der Verpaarung mehr Strophen eines nicht-interaktiven Playbacks überlappt als ♂, die Jungesellen blieben (Kunc et al. 2006).

4. Ausweitung der Forschung in Raum und Zeit

Zeitliche Variation der Gesangsaktivität sowie der Einsatz von Gesangelementen und Gesangsstrategien sind immer noch die vorherrschenden Themen in der funktionalen ornithologischen Kommunikationsforschung. Gegenwärtig scheinen mir Bestrebungen vor allem dahin zu gehen, mehr Individuen gleichzeitig und über längere Zeiträume zu untersuchen. Singende Vögel leben in sozialen Netzwerken, in denen sie akustisch miteinander interagieren, ohne sich notwendigerweise körperlich zu begegnen. Der Morgenchor der Singvögel wurde als ein solches «communication network» interpretiert, in dem oft mehr als zwei Reviernachbarn gleichzeitig miteinander interagieren. Auch weiter entfernte ♂ können an einer Interaktion teilnehmen; ausserdem können sowohl revierbesitzende ♂ und ♀ als auch umherstreichende nicht-territoriale Individuen den Interaktionen zuhören, ohne daran teilzunehmen («eavesdropping»), und daraus Informationen über die singenden ♂ gewinnen.

Heute stehen neuartige Mikrofon-Systeme («microphone arrays») zur Verfügung, um mit mehreren über die Landschaft verteilten Mikrofonen die Aktivität eines ganzen sozialen Netzwerkes zu überwachen. Nicht nur können damit die Lautäusserungen aller Vögel vollständig erfasst werden, sondern über Triangulation können auch die Positionen der singenden Vögel bestimmt werden (Mennill et al. 2012). Diese Mikrofon-Systeme arbeiten, ohne dass

Menschen durch ihre Anwesenheit stören müssen, und die Tiere müssen auch nicht unbedingt gefangen oder besendert werden. In einer der ersten entsprechenden Studien (Foote et al. 2010) wurde mit 16 gleichzeitig aufnehmenden Mikrofonen gezeigt, dass im Kommunikationsnetzwerk des Morgenchores von 19 männlichen Schwarzkopfmehnen und ihrer Reviernachbarn die Sänger oft gleichzeitig mit zwei oder drei Nachbarn interagieren, indem sie mit Strophen der gleichen Frequenz auf den Gesang der Nachbarn antworten («frequency matching»). Ob die neuen aufwendigen Methoden zu grundlegend neuen Einsichten führen oder eher bereits bestehendes Wissen verfeinern, bleibt abzuwarten.

Auch mit einfachen Playbacks kann man die Forschung in Raum und Zeit ausweiten. Aus Gründen der Standardisierung von Methoden wurden Gesangs-Playbacks bisher von einheitlichen Höhen dargeboten, indem der Lautsprecher meist in etwa 1–2 m Höhe aufgehängt wurde. Nun zeichnen sich Vögel ja aber geradezu dadurch aus, dass sie den dreidimensionalen Raum flexibel nutzen. Gesang von höheren Singwarten ist weiter zu hören und ist wohl auch gefährlicher, weil sich die ♂ gegenüber Greifvögeln exponieren. Daher ist zu erwarten, dass hohe Singwarten vor allem von starken ♂ benutzt werden, weshalb wir vermuteten, dass höher sitzende Sänger überzeugter und bedrohlicher wirken könnten. Gefunden haben wir jedoch das Gegenteil: Nachtigallen reagierten stärker auf Playbacks von gleicher Höhe, als wenn der Lautsprecher 3 m höher sang (Sprau et al. 2012). Möglicherweise wirken höher sitzende Sänger, als seien sie «auf der Durchreise» und wären dadurch keine grosse Bedrohung für den Revierinhaber.

Gesangs-Playbacks werden üblicherweise 3–6 min aus einem einzelnen Lautsprecher dargeboten. Wie realistisch ist aber ein Vogel, der in ein Revier eindringt und dort von gleicher Stelle 3 min lang singt? Wir haben Zaunkönigen *Troglodytes troglodytes* 6 min Gesang entweder aus einem einzelnen oder nacheinander aus drei Lautsprechern vorgespielt, um einen stationären bzw. einen sich bewegenden Eindringling zu simulieren. Am Morgen nach dem Playback fingen die ♂, bei denen ein sich be-

wegender Eindringling simuliert wurde, früher an zu singen, und sie sangen mehr und längere Strophen als am Morgen vor dem Playback. Wurde der Gesang nur aus einem Lautsprecher vorgespielt, fingen die ♂ hingegen später an zu singen, und sie sangen weniger und kürzere Strophen (Amrhein & Lerch 2010). Diese langfristige Reaktion zeigt, dass es in der Tat einen Unterschied macht, ob sich ein Eindringling bewegt oder nicht. Hingegen fanden wir beim kurzfristigen Gesangsverhalten direkt nach dem Playback keinen Unterschied zwischen den beiden Gruppen.

Erst wenige Studien haben solche Langzeitreaktionen auf das Eindringen fremder ♂ im Revier untersucht; unsere Arbeiten an Zaunkönigen (Amrhein & Erne 2006, Amrhein & Lerch 2010) und Nachtigallen (Schmidt et al. 2007) legen nahe, dass Singvogel-♂ sich merken, was am Tag zuvor passierte, und dass sie sowohl ihren Morgengesang vor Sonnenaufgang als auch ihr späteres Verhalten gegenüber Eindringlingen an die früheren Erfahrungen anpassen.

5. Gesangsentwicklung ausserhalb der Brutzeit

Vögel singen nicht nur im Frühjahr. Bekannte Beispiele für Herbstsänger sind Rotkehlchen und Zaunkönig, und in der Tat wurden die oben genannten Zaunkönigstudien im Oktober und

Anfang November durchgeführt. Auch andere Vögel lassen sich im Herbst wieder hören, wenn die Tage etwa so lang sind wie im Frühjahr, auch wenn sie dann nicht so intensiv singen wie im Frühjahr. Kohlmeisen fangen etwa um Weihnachten, wenn die Tage wieder länger werden, mit dem Frühjahrs-Gesangsprogramm an.

Auch Nachtigallen singen im Winter. Davon konnten wir uns überzeugen, als wir in den ersten beiden Februarwochen 2011 Ghana besuchten. Aufgrund einer Geolocatoren-Studie (Hahn et al. 2013) wussten wir, dass sich die Nachtigallen der Petite Camargue im europäischen Winter in Westafrika und ostwärts bis Ghana aufhalten. Nachdem wir zunächst die Ebene östlich der Hauptstadt Accra sowie einige Randgebiete des Regenwaldes erfolglos mit einem auf dem Autodach montierten Playback-Lautsprecher abgesucht hatten, wurden wir nördlich des Regenwaldes fündig: Beim kleinen Dorf Nsuatre fanden wir auf einer Studienfläche von 53 ha 32 Reviere singender Nachtigallen. Das Biotop ist Savanne bzw. degradierter Regenwald («derived savanna») und ähnelt stark dem Nachtigallen-Buschland in der Petite Camargue und im Mittelmeerraum (Abb. 5–7). Nachtigallen gibt es in dieser Savannenzone vermutlich flächendeckend, und die Begrenzung unseres Studiengebietes war rein willkürlich gewählt.



Abb. 5. Das Untersuchungsgebiet in Ghana befand sich nördlich und südlich der Strasse von Nsuatre nach Berekum, gerade ausserhalb des Dorfes Nsuatre. Alle Aufnahmen V. Amrhein. – *The study site in Ghana north and south of the road from Nsuatre to Berekum, just outside the village Nsuatre.*

Abb. 6. Nachtigallenrevier bei Nsuatre in Ghana (7. Februar 2011). Nachtigallenbiotope sind die zwischen den kleinen Feldern gelegenen Hecken und Waldstückchen. Zum Zeitpunkt der Aufnahme sang hier eine Nachtigall. – *Nightingale territory near Nsuatre in Ghana (7 February 2011). Nightingale habitat are bushes and trees bordering small patches of arable land.*



Die Nachtigallen sangen in Ghana in der Morgendämmerung und tagsüber, aber nicht nachts, wie wir bei sieben mitternächtlichen Kontrollen zwischen dem 4. und dem 10. Februar 2011 feststellten. Insgesamt war die Gesangsaktivität schwächer als im Frühjahr in Europa, aber eher stärker als bei den Arten, die als Standvögel und Wintergäste im Herbst in Europa singen. Mit 20 Nachtigallen machten wir Playback-Experimente, und wie im Brutgebiet reagierten die Tiere mit Gesang und Annäherung an die Lautsprecher. Während unserer

Woche im Gebiet sangen die Nachtigallen immer von den gleichen Büschen, was nahelegt, dass die Reviere stabil waren. Bei mehreren Gelegenheiten hörten wir zwei Nachtigallen im selben Busch warnen, obwohl nur ein Vogel auch sang, so dass wir vermuten, dass in solchen Revieren ♀ anwesend waren. Einige Vögel sangen unregelmässig und nicht sehr ausgeprägte Strophen; hier handelte es sich vermutlich um die im letzten Frühjahr geborenen ♂. Tatsächlich war unter vier Nachtigallen, die wir fingen, ein im Frühjahr geborener Jung-

Abb. 7. Nachtigallenrevier in der Petite Camargue Alsacienne (12. Mai 2013). Zum Zeitpunkt der Aufnahme sang hier eine Nachtigall. – *Nightingale territory in the Petite Camargue Alsacienne (12 May 2013). At the moment of the photo, there was a Nightingale singing in these bushes.*



vogel; ein weiteres gefangenes Individuum war vermutlich ein ♀.

Nachtigallen, die in Berlin im Labor gehalten werden, durchlaufen in ihrem ersten Herbst und Winter mehrere Entwicklungsstufen von unstrukturierten Lautäusserungen («subsong») bis hin zu voll ausgebildetem Frühjahrsgefang (Todt & Hultsch 1998). In Afrika böte sich die einmalige Gelegenheit, die Entwicklung des Gesangs bei jungen ♂ über den ganzen Winter zu beobachten und soziale Einflüsse und Umwelteinflüsse auf die Gesangsentwicklung im Freiland zu studieren.

So gut wie alles, was man als Biologe beim Beobachten der europäischen Brutvögel im afrikanischen Winterquartier erfasst, ist absolut neue Information. Und solche Forschung ist notwendig, wenn wir die Biologie einer Vogelart wie der Nachtigall verstehen wollen. Denn diese Langstreckenzieher könnte man als eigentlich afrikanische Vogelarten bezeichnen, die Europa in den Monaten April bis August zum Brüten und Mausern besuchen.

6. Urbanisierung und Vogelgesang

Ein Forschungsthema, mit dem sich gegenwärtig viele Ornithologen auseinandersetzen, ist der Einfluss der Verstädterung auf die Ökologie unserer Vögel oder generell die Stadtökologie der Vögel. Auch der Vogelgesang ist von urbanen Einflüssen betroffen. Nachtigallen singen zum Beispiel an lauten Strassen lauter als in leiser Umgebung (Brumm 2004). Einige Vogelarten singen in städtischer Umgebung mit höherer Frequenz, was zu Problemen führen kann, da etwa weibliche Kohlmeisen offenbar tiefere Strophen bevorzugen (Halfwerk et al. 2011).

Eine der beliebtesten naturbezogenen Freizeitaktivitäten in den Siedlungsgebieten ist das Füttern wildlebender Vögel. Zumindest auf der Nordhalbkugel ist Vogelfüttern vermutlich die am weitesten verbreitete Form der Pflege unserer Vogelbestände (Amrhein im Druck). Im Frühjahr 2007 untersuchten wir, wie sich die Praxis, Vögel noch im März und Anfang April zu füttern, auf das Gesangsverhalten der gefütterten ♂ auswirkt. Dazu hängten wir in einem Studiengebiet bei Oslo (Norwegen) Futter-

spender nahe der Nistkästen von Kohlmeisen auf und versorgten die Tiere zwei Wochen lang mit Futter. Am Ende dieser zwei Wochen fingen die gefütterten ♂ etwa 20 min später mit ihrem Morgengesang an als nicht gefütterte Kohlmeisen aus einer Kontrollgruppe (Saggese et al. 2011). Dieser Unterschied blieb auch noch zwei weitere Wochen bestehen, nachdem wir mit dem Füttern aufgehört hatten.

Allerdings wissen wir fast nichts darüber, wie das Füttern die Ökologie der Vögel innerhalb der Siedlungsgebiete beeinflusst (Amrhein im Druck). Auch die Kohlmeisenstudie von Saggese et al. (2011) wurde in einem naturnahen Wald am Stadtrand von Oslo durchgeführt und nicht in den Gärten der Stadt. Wie aber gehen die Millionen von Meisen, die in den Nistkästen unserer Gärten brüten, mit den Futterhäuschen um, die in denselben Gärten stehen? Jeder Gartenbesitzer könnte einen Datenpunkt beisteuern, indem er oder sie zum Beispiel beobachtet, ob das Meisen-♂ an Tagen, an denen Futter angeboten wird, weniger oder mehr oder früher oder später singt als an den futterlosen Tagen.

7. Ausblick

«Eine detaillierte Studie über eine beliebige Art hat gute Chancen, irgendein neues Problem von breiterem Interesse aufzudecken. Hatte ich einmal diese Entschuldigung, das Studium der Heckenbraunellen zu beginnen, so stiess ich bald auf mehr interessante neue Fragen beim Beobachten der Vögel als beim Lesen der theoretischen Literatur.»

Davies (1992, Seite 6)

Wie ermunternd ein solcher Satz für uns Nachforschende auch klingt: Er kommt aus der Feder von Nick Davies, eines der erfahrensten Verhaltensbiologen, und transportiert ein gutes Stück angelsächsisches Understatement. Freilich gehört zur Aufdeckung neuer Probleme, dass man sich der Lücken im publizierten Wissen sowie auch der Lächer in den eigenen Methoden wohl bewusst ist. Im Falle der Forschung an der kleinen privat finanzierten Forschungsstation Petite Camargue Alsacienne standen uns aufwendige Methoden oft nicht

zur Verfügung. Alle hier vorgestellten Arbeiten beruhen zunächst auf klassischen Revierkartierungen, wozu man nichts weiter braucht als Zeit, eine Karte zum Eintragen der singenden ♂ und bei grösseren Studiengebieten allenfalls noch ein Fahrrad. Wendet man solch einfache Methoden standardisiert und regelmässig an, so lässt sich etwa die Gesangsaktivität als Anteil der Begehungen darstellen, an denen ein ♂ gehört wurde (Amrhein et al. 2002, 2004a, b, 2007). Solche Methoden sind nicht besser und nicht schlechter als aufwendigere Aufnahme- und Analysemethoden; aber sie gehören zum Standardrepertoire von Ornithologinnen und Ornithologen und sind daher überall und von allen anwendbar. Und sie sind, wie ich hoffentlich zeigen konnte, geeignet, um auch bei der Beantwortung der Frage «Warum singen Vögel?» ein kleines Stück voranzukommen.

Dank. Pius Korner, Tobias Roth und Philipp Sprau sahen das Manuskript durch. Ich danke Pius Korner für Begleitung auf der Reise nach Ghana, meinen Koautorinnen und Koautoren für die Zusammenarbeit (nicht nur) in der Petite Camargue, sowie den über 50 Feldassistentinnen und Feldassistenten, die unsere Studien erst möglich gemacht haben. Unser Dank gilt auch der Association Suisse Pro Petite Camargue Alsacienne und den weiteren Organisationen, die unsere Arbeit finanzierten: Basler Stiftung für biologische Forschung, Basler Stiftung für experimentelle Zoologie, Deutsche Forschungsgemeinschaft, Freiwillige Akademische Gesellschaft Basel, Nikolaus und Bertha Burckhardt-Bürgin-Stiftung, Ornithologische Gesellschaft Basel, Schweizerischer Nationalfonds, Singenberg Stiftung, Stiftung Dreiklang, Stiftung Emilia Guggenheim-Schnurr und Treubel-Fonds.

Zusammenfassung

Die funktionale Kommunikationsforschung untersucht, wie Vogelgesang mit Partnerwahl oder Revierverteidigung zusammenhängt. Im Vordergrund stehen dabei meist das zeitliche Auftreten des Gesangs sowie die Funktionen verschiedener Gesangselemente oder Gesangsstrategien, also der Art und Weise, wie ein ♂ seinen Gesang in Interaktionen mit Rivalen einsetzt. Bei der Nachtigall *Luscinia megarhynchos* sind nachts singende ♂ noch bis Anfang Juni zu hören; es handelt sich hierbei jedoch um unverpaarte ♂, da der Nachtgesang in der Regel nach der Verpaarung eingestellt wird. Nachtgesang dient offenbar der Anlockung von ♀, und tatsächlich gehen ♀ nachts auf Partnersuche. Während der Morgen-dämmerung singen hingegen sowohl verpaarte als

auch unverpaarte ♂ und verteidigen ihr Revier gegen reviersuchende ♂. Als aggressive Signale dienen dabei Triller, deren Elemente einen weiten Frequenzbereich abdecken und sehr schnell wiederholt werden, sowie das zeitlichen Überlappen der Strophen eines Rivalen in gesanglichen Interaktionen. Gegenwärtig ist eine Ausweitung der Kommunikationsforschung in Raum und Zeit zu beobachten: Indem mehrere Mikrophone gleichzeitig benachbarte ♂ aufnehmen, werden zum Beispiel ganze Kommunikationsnetzwerke untersucht. Auch die räumlichen Bewegungen singender Rivalen oder die längerfristigen Auswirkungen einer Gesangsinteraktion auf das Revierverhalten werden inzwischen in die Studien einbezogen. Kaum untersucht ist der Gesang unserer Langstreckenzieher im afrikanischen Winterquartier. In Ghana haben wir Anfang Februar Nachtigallen in hoher Revierdichte in der Savanne angetroffen, wo sie morgens und tagsüber, jedoch nicht nachts sangen. Ein aktuelles Forschungsthema ist auch das Gesangsverhalten in städtischer Umgebung. Weitgehend unerforscht sind allerdings die Auswirkungen der Vogelfütterung innerhalb menschlicher Siedlungsgebiete auf Gesang und Ökologie der Vögel. Hier bietet sich die Gelegenheit, im eigenen Garten ornithologisches Neuland zu erkunden.

Literatur

- AMRHEIN, V. (im Druck): Wild bird feeding (probably) affects avian urban ecology. In: D. GIL & H. BRUMM (eds): Avian urban ecology. Oxford University Press, Oxford.
- AMRHEIN, V. & N. ERNE (2006): Dawn singing reflects past territorial challenges in the winter wren. *Anim. Behav.* 71: 1075–1080.
- AMRHEIN, V., P. KORNER & M. NAGUIB (2002): Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlations with mating status and breeding cycle. *Anim. Behav.* 64: 939–944.
- AMRHEIN, V., H. P. KUNC & M. NAGUIB (2004a): Seasonal patterns of singing activity vary with time of day in the Nightingale (*Luscinia megarhynchos*). *Auk* 121: 110–117.
- AMRHEIN, V., H. P. KUNC & M. NAGUIB (2004b): Non-territorial nightingales prospect territories during the dawn chorus. *Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.)* 271: S167–S169.
- AMRHEIN, V., H. P. KUNC, R. SCHMIDT & M. NAGUIB (2007): Temporal patterns of territory settlement and detectability in mated and unmated Nightingales *Luscinia megarhynchos*. *Ibis* 149: 237–244.
- AMRHEIN, V. & S. LERCH (2010): Differential effects of moving versus stationary territorial intruders on territory defence in a songbird. *J. Anim. Ecol.* 79: 82–87.
- AMRHEIN, V. & D. ZWYGART (2004): Bestand und Verpaarungsstatus von Nachtigallen *Luscinia megarhynchos* im elsässischen Rheintal bei Basel. *Ornithol. Beob.* 101: 19–24.

- BRUMM, H. (2004): The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *J. Anim. Ecol.* 73: 434–440.
- BRUNNER, P. & G. PASINELLI (2010): Variation in singing style use in the reed bunting *Emberiza schoeniclus*: influencing factors and possible functions. *J. Avian Biol.* 41: 388–397.
- CATCHPOLE, C. K. (1973): The functions of advertising song in the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and the Reed Warbler (*A. scirpaceus*). *Behaviour* 46: 300–320.
- CATCHPOLE, C. K. & P. J. B. SLATER (2008): Bird song: biological themes and variations. Cambridge University Press, Cambridge.
- DAVIES, N. B. (1992): Dunnock behaviour and social evolution. Oxford University Press, Oxford.
- FOOTE J. R., L. P. FITZSIMMONS, D. J. MENNILL & L. M. RATCLIFFE (2010): Black-capped chickadee dawn choruses are interactive communication networks. *Behaviour* 147: 1219–1248.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1988): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 11, Passeriformes (2. Teil). Aula, Wiesbaden.
- HAHN, S., V. AMRHEIN, P. ZEHTINDJIEV & F. LIECHTI (2013): Strong migratory connectivity and seasonally shifting isotopic niches in geographically separated populations of a long-distance migrating songbird. *Oecologia*, doi: 10.1007/s00442-013-2726-4.
- HALFWERK, W., S. BOT, J. BUIKX, M. VAN DER VELDE, J. KOMDEUR, C. TEN CATE & H. SLABBEKOORN (2011): Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *PNAS* 108: 14549–14554.
- KIPPER, S., R. MUNDREY, H. HULTSCH & D. TODT (2004): Long-term persistence of song performance rules in Nightingales (*Luscinia megarhynchos*): a longitudinal field study on repertoire size and composition. *Behaviour* 141: 371–390.
- KUNC, H. P., V. AMRHEIN & M. NAGUIB (2006): Vocal interactions in nightingales, *Luscinia megarhynchos*: more aggressive males have higher pairing success. *Anim. Behav.* 72: 25–30.
- MENNILL, D. J., M. BATTISTON, D. R. WILSON, J. R. FOOTE & S. M. DOUCET (2012): Field test of an affordable, portable, wireless microphone array for spatial monitoring of animal ecology and behaviour. *Methods Ecol. Evol.* 3: 704–712.
- MENNILL, D. J., L. M. RATCLIFFE & P. T. BOAG (2002): Female eavesdropping on male song contests in songbirds. *Science* 296: 873.
- NAGUIB, M., R. SCHMIDT, P. SPRAU, T. ROTH, C. FLÖRCKE & V. AMRHEIN (2008): The ecology of vocal signaling: male spacing and communication distance of different song traits in nightingales. *Behav. Ecol.* 19: 1034–1040.
- NAGUIB, M., H. P. KUNC, P. SPRAU, T. ROTH & V. AMRHEIN (2011): Communication networks and spatial ecology in Nightingales. *Adv. Stud. Behav.* 43: 239–271.
- OTTER, K., P. K. MCGREGOR, A. M. R. TERRY, F. R. L. BURFORD, T. M. PEAKE & T. DABELSTEEN (1999): Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 1305–1309.
- ROTH, T., P. SPRAU, M. NAGUIB & V. AMRHEIN (2012): Sexually selected signaling in birds: a case for bayesian change-point analysis of behavioral routines. *Auk* 129: 660–669.
- ROTH, T., P. SPRAU, R. SCHMIDT, M. NAGUIB & V. AMRHEIN (2009): Sex-specific timing of mate searching and territory prospecting in the nightingale: nocturnal life of females. *Proc. R. Soc. B* 276: 2045–2050.
- SAGGESE, K., F. KORNER-NIEVERGELT, T. SLAGSVOLD & V. AMRHEIN (2011): Wild bird feeding delays start of dawn singing in the great tit. *Anim. Behav.* 81: 361–365.
- SCHMIDT, R., V. AMRHEIN, H. P. KUNC & M. NAGUIB (2007): The day after: effects of vocal interactions on territory defence in nightingales. *J. Anim. Ecol.* 76: 168–173.
- SCHMIDT, R., H. P. KUNC, V. AMRHEIN & M. NAGUIB (2006): Responses to interactive playback predict future pairing success in nightingales. *Anim. Behav.* 72: 1355–1362.
- SCHMIDT, R., H. P. KUNC, V. AMRHEIN & M. NAGUIB (2008): Aggressive responses to broadband trills are related to subsequent pairing success in nightingales. *Behav. Ecol.* 19: 635–641.
- SEARCY, W. A. & M. D. BEECHER (2009): Song as an aggressive signal in songbirds. *Anim. Behav.* 78: 1281–1292.
- SLAGSVOLD, T. (1977): Bird song activity in relation to breeding cycle, spring weather, and environmental phenology. *Ornis Scand.* 8: 197–222.
- SPRAU, P., T. ROTH, M. NAGUIB & V. AMRHEIN (2012): Communication in the third dimension: Song perch height of rivals affects singing response in nightingales. *PLoS ONE* 7: e32194.
- SPRAU, P., T. ROTH, V. AMRHEIN & M. NAGUIB (im Druck): The predictive value of trill performance in a large repertoire songbird, the nightingale *Luscinia megarhynchos*. *J. Avian Biol.*
- SPRAU, P., R. SCHMIDT, T. ROTH, V. AMRHEIN & M. NAGUIB (2010): Effects of rapid broadband trills on responses to song overlapping in nightingales. *Ethology* 116: 300–308.
- TEMPLETON, C. M. & E. GREENE (2007): Nuthatches eavesdrop on variations in heterospecific chickadee mobbing alarm calls. *PNAS* 104: 5479–5482.
- TINBERGEN, N. (1963): On aims and methods of ethology. *Z. Tierpsychol.* 20: 410–433.
- TODT, D. & H. HULTSCH (1998): Hierarchical learning, development and representation of song. S. 275–303 in: R. P. BALDA, I. M. PEPPERBERG & A. C. KAMIL (eds): Animal cognition in nature. Academic Press, London.