

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

Lernphase und Repertoiregrösse in der ornithologischen Bioakustik: Kontroverse Ansichten oder Artunterschiede?

Johann Hegelbach

Beitrag zum Symposium der Arbeitsgemeinschaft wissenschaftlich-ornithologischer Vereinigungen der Schweiz «Übersicht über die ornithologische Forschung in der Schweiz» im Rahmen der 175. Jahresversammlung der Schweizerischen Akademie der Naturwissenschaften SANW, St. Gallen, 6.–9. September 1995

Song ontogeny and repertoire size in ornithological bioacoustics: Different points of view or interspecific differences? – Song ontogeny in birds has been studied primarily with Estrildids, because these species can be easily kept and bred in captivity. In the 1960s, song development was strictly separated into innate and learned patterns. And, still referring to Estrildids, the sensitive phase of memorization was thought to be irreversibly terminated after the first three months of existence. However, many field studies have shown instead that song is learned or modified at a later age. Song structures are often adapted so that they match those of conspecifics with neighbouring territories. By this mechanism, yearling birds are able to master the specific dialect of their breeding population. Beside territorial defense, attraction of females is the most important function of bird song. But, there is controversy surrounding those aspects of the male's song which cue females. One hypothesis is that females should prefer the most variable song. An alternative hypothesis states that females should select for those males which sing a monotonic song without variation (i.e., a population-specific dialect). The dilemma posed by these contrasting theories is explicable by interspecific differences.

Key words: Song development, song learning, function of song, repertoire versus dialect, female choice.

Dr. Johann Hegelbach, Zoologisches Museum Universität Zürich-Irchel, CH–8057 Zürich

In der modernen Bioakustik nehmen ornithologische Arbeiten eine bedeutende Stellung ein. Die Gründe dafür sind methodischen Ursprungs: die Lautäusserungen von Vögeln sind häufig und fast überall anzutreffen. Zusätzlich wird die Beschäftigung mit diesen vokalen Darbietungen durch ihre Ästhetik angenehm. Entscheidend ist aber die Tatsache, dass wir Menschen uns des gleichen Frequenzumfangs bedienen wie das Tier, dessen Kommunikations-System wir zu ergründen versuchen. Transformierungs-Probleme sind dadurch nicht die vorrangigen; auch schon vor dem Beginn des technischen Zeitalters wurden grundsätzliche Erkenntnisse der Bioakustik gerade an Vögeln gewonnen.

Geschichtliches

Brauchbare technische Hilfen kennen wir erst seit 60 Jahren: Als Weltneuheit wurde 1935 in Frankfurt das erste Magnettonbandgerät präsentiert. Die damit hergestellten Bänder zeichneten sich durch eine verblüffend gute Qualität aus, allerdings war der Aufnahme-Apparat von kaum transportierbarem Gewicht (Christian 1969). Ornithologische Bioakustik wurde aber nicht erst in diesem Jahrhundert betrieben. Die erstaunlichen Arbeiten des Barons von Pernau, welche von Thielcke (1988) und Bergmann (1993) entsprechend gewürdigt wurden, seien hier auszugsweise nachgezeichnet. Von Pernau lebte von 1660 bis 1731, grösstenteils in Sulzbach, Franken. Posthum, 1768, erschien von ihm ein Werk mit dem Titel: «Gründliche Anweisung alle Arten von Vögeln zu fangen, einzustellen, abzurichten, zahm zu machen, ihre

Eigenschaften zu erkennen, Pastarden zu ziehen, ihnen fremden Gesang zu lernen, und sie zum aus- und einfliegen zu gewöhnen.» An dem von ihm bevorzugten Versuchsobjekt, dem Buchfinken *Fringilla coelebs*, stellte er verschiedene Dialekte oder Strophentypen fest (natürlich ohne jegliche technische Hilfsmittel) und eruierte sogar die sensiblen Phasen des Lernvorganges derselben. Die Problematik «Angeboren versus Erlernt» war ihm bereits bekannt: «...wann man ohne Unterschied einen jungen Finken aus dem Nest nimmt, und ihn zu einem einsängigen (Individuum, das nur einen Strophentyp singt) hängen: dann wann den Jungen solcher Schall nicht natürlich ist, so lernet er ihn zwar wohl dennoch, er kommt aber daneben zuweilen auf seinen angebohrten Gesang auch, es singe sein Lehrmeister so fleissig er immer wolle, und wird also kein einsängiger daraus; es wäre dann dass man ihm das Finken-Gesang, das er lernen soll auch in der Jugend, ehe dann er vermausert, hören liesse, ...» Damit hatte Pernau bereits vor 200 Jahren am Buchfinken zwei Lernfenster entdeckt, was an der gleichen Vogelart von Thorpe (1958) nur bestätigt werden konnte. Kaspar-Hauser-Versuche wurden von Pernau durchgeführt, lange bevor der legendäre Kaspar Hauser 1812 in Ulm geboren worden war.

In den zwei Jahrhunderten seit Pernau waren Vögel bevorzugte Modelltiere zur Erforschung des vokalen Lernprozesses. Die gewonnenen Erkenntnisse sind unter den wichtigsten Beiträgen der Ornithologie an die allgemeine Biologie. Trotz oder gerade wegen der langen Historie dieses Wissensgebietes sind auf viele Fragen keine einfachen Antworten (mehr) möglich.

Lernphasen des Gesangs

Ab 1950 wurde konzentriert an der Problematik der Gesangs-Ontogenese gearbeitet. Bevorzugte Versuchstiere waren die problemlos in Käfigen zu haltenden Prachtfinken (Estrildidae). In erster Linie ging es darum, angeborene und erlernte Muster auseinanderzudividieren. Die Ergebnisse aus dieser Schule haben breiten Eingang in die Literatur gefunden, vor allem in

den Werken der allgemeinen Verhaltensforschung (u.a. Immelmann 1976). In der Folge wurde das jugendliche Prägungsfenster der Prachtfinken gerne als für Vögel allgemeingültig betrachtet. Tatsächlich durchlaufen Prachtfinken eine Gesangs-Prägungsphase, die vor dem 80. Lebenstag definitiv beendet ist (Immelmann 1967). Im Vergleich mit anderen Singvögeln sind sie aber bezüglich der Gesangs-Ontogenese eher die Ausnahme als die Regel. Unter Umständen ist frühjugendliches Lernen eine notwendige Adaptation an die Populationsdynamik der Prachtfinken mit ihrem raschen Turnover und ihrer kurzen Lebenszeit; bereits im Alter von 4 Monaten schreiten sie zu ihrer ersten Brut. Im weiteren wird der Gesang bei Prachtfinken nicht zur Reviermarkierung eingesetzt, sondern ist ein Teil ihrer Balz. Hinzu kommt, dass dieses Prägungsfenster im Labor entdeckt wurde, so dass die Ergebnisse nicht vorbehaltlos auf die natürliche Situation übertragen werden können. In diesem Zusammenhang resümiert Kroodsma (1982) treffend: «The complex physical and social process occurring in nature cannot be duplicated in the laboratory.» Obwohl in Käfigen problemlos zu halten und zu züchten, lernen Prachtfinken beispielsweise nur von lebenden, nahverwandten Vögeln und niemals von einem Tonband. Sie lernen nicht einmal von ihrem Vater, wenn sie keinen Sichtkontakt mit ihm haben.

Auch Rost (1987) fand an gekäfigten Sumpfmeisen *Parus palustris* ein Lernfenster und konnte es zeitlich einengen auf den 20.–40. Lebenstag. Sogar von Zieheltern, auch von artfremden, lernen junge Sumpfmeisen, nicht aber von blossen Tonbändern. Ebenfalls ein frühjugendliches Lernfenster vom 10.–50. Tag registrierten Baptista & Petrinovich (1986) bei der Dachsammer *Zonotrichia leucophrys*. Auch bei dieser Art war Gesangslernen stark vom sozialen Umfeld abhängig. Die Tatsache, dass viele Singvögel bereits im Alter von wenigen Wochen lernfähig sind, bedeutet nicht gleichzeitig, dass solche Lernprozesse damit abgeschlossen sind und dass später nie mehr hinzugelernt werden kann. Über mehrere Jahre stabile Dialekt- oder Repertoiregrenzen liefern dafür höchstens einen Hinweis; jahrelange Dialektkonstanz kann ebenso gut durch das Ge-

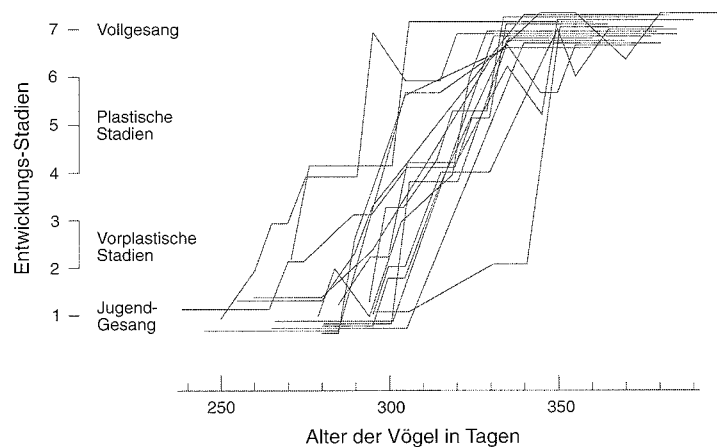
genteil verursacht werden, indem die in eine Population einwandernden ♂ den lokalen Dialekt vor der Brutsaison erlernen. Espmark et al. (1989) haben während einer 4jährigen Populationsstudie an Rotdrosseln *Turdus iliacus* festgestellt, dass zwar 17 % der adulten ♂ wiederkehren, aber weniger als 1 % der Nestlinge. Trotz der notwendigen vielen Zuzügler blieb der Dialekt stabil. Die immigrierenden jungen ♂ müssen den lokalen Dialekt als Einjährige von den älteren Nachbarn erlernen. Auch bei Dachsammern wird im Laufe der Revierbesetzung der Gesang geändert, und zwar an die bereits etablierten ♂ angepasst. Letztlich singen einjährige ♂ nicht den Dialekt ihres Vaters, sondern denjenigen des Nachbarn des ersten eigenen Brutreviers (Baptista 1985).

Häufig ist die Gesangsaktivität auf eine relativ kurze Zeit während der Anpaarung beschränkt. Bei vielen Singvögeln, wie beispielsweise dem Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix*, können unverpaarte, noch singende ♂ von den bereits verpaarten, nicht mehr gesangsaktiven ♂ unterschieden werden (Glutz von Blotzheim & Bauer 1991). Bei anderen Arten endet die Gesangsaktivität der ♂ lange bevor die Nestlinge, zumindest jene der Zweitbruten, geschlüpft sind. Dies gilt sogar für den Buchfinken, eine Art mit einer ausgedehnten jährlichen Gesangsaktivität: Nach Bezzel (1988) bekommt ein erheblicher Teil der Jungvögel eines Jahres den Gesang ihrer Väter gar nie zu hören. Im weiteren sind aus anatomisch-

ontogenetischen Gründen Nesthocker nicht bereits am Schlupftag zum Gesangslernen befähigt. Das früheste Lernalter beträgt beispielsweise 13 Tage bei der Nachtigall *Luscinia megarhynchos* (Hultsch & Kopp 1989); bei den meisten Singvögeln ist diese untere Grenze noch nicht bekannt. Somit sind bei vielen Jungvögeln die Voraussetzungen zum Lernen des Gesangs oder gar eines bestimmten, differenzierten Dialekts mangels Vorbild gar nicht gegeben. Die Möglichkeit des sozialen Lernens (Jugendgesang im Schwarm, zusammen mit Jungvögeln aus früheren Bruten) besteht zwar, ist aber im Feld kaum erkenn- oder gar testbar. Andererseits ist gezieltes (und deshalb leises) Vorsingen durch Elternvögel unter Umständen weiter verbreitet als angenommen. Bislang zumindest ist es besser bekannt von gekäfigten Vögeln (u.a. Sumpfmeise; Rost 1987), und im Freiland wird es höchstens sporadisch beobachtet. Bei einigen Arten könnte der hohe Testosteron-Spiegel in diesem jugendlichen Alter mit einer Vorsingphase erklärt werden (Kohlmeise *Parus major*, Röhss & Silverin 1983; oder auch Kanarienvogel *Serinus canaria*, Güttinger et al. 1984).

Aus den dargelegten, logischen Gründen muss Lernfähigkeit am Ende des ersten Lebensjahres, d.h. vor der Gesangsphase im erstmalig besetzten Brutrevier, vorausgesetzt werden. Und tatsächlich scheint das von Pernau am Buchfinken entdeckte zweite oder zusätzliche Lernfenster bei den meisten Singvögeln

Abb. 1. Entwicklung des Gesangs bei der Sumpfsammer *Melospiza georgiana*. Im Alter von 270–330 Tagen werden 7 Stadien vom Jugendgesang zum Vollgesang durchlaufen. Nach Marler & Peters (1982). – *Song development of 16 Swamp Sparrows kept in captivity. At 270 to 330 days, song structure is changed from subsong to crystallized song. After Marler & Peters (1982).*



vorhanden zu sein. Es ist aber unbekannt, ob dieses Gesangslernen vor der ersten Brutzeit nur ein Sicherungsmechanismus für entgangenes Lernen nach dem Ausfliegen darstellt, ob diese Alternative bei allen Arten verwirklicht ist, oder ob es bei bestimmten Arten die einzige Lernmöglichkeit überhaupt darstellt.

In Nordamerika haben Marler & Peters (1982) die Schritte, die vom unstrukturierten Jugendgesang zum auskristallisierten Vollgesang führen, an 16 handaufgezogenen und schallisoliert gehaltenen Sumpffammern *Melospiza georgiana* erfasst (Abb. 1). Einen in dieser Weise verlaufenden Prozess, ein Lernfenster unmittelbar vor der ersten Brutzeit, kann man sich bei den meisten Singvögeln vorstellen. Allerdings widerspiegeln die im Labor eruierten Zeitmuster die natürliche Situation nur ungenau. Die sehr gut untersuchten Dachsammern beispielsweise bringen im Freiland den ersten Vollgesang bereits im September im Alter von 100 Tagen. Werden sie dagegen im Labor gehalten, so beginnen sie erst im Alter von 150–200 Tagen mit dem Jugendgesang (Marler 1970; DeWolfe et al. 1989). An der erwähnten Dachsammer wie auch an vielen anderen Arten wurde festgestellt, dass im Feld auch in späteren Jahren der Gesang geändert, also noch gelernt werden kann (Baptista & Petrinovich 1986). Auch bei Thielcke & Krone (1989) erlernten Buchfinken erst im zweiten Lebensjahr einen zusätzlichen Teil ihres Repertoires. Adulte Grausammern *Emberiza caelandra* können zwischen der einen Saison und der nächsten den populationskonformen Dialekt lernen (Hegelbach 1986), und beim nordamerikanischen Schnäpperwaldsänger *Setophaga ruticilla* übernehmen 3- und 4-jährige ♂ regelmäßig einen Teil des Reviergesangs des jeweiligen Nachbarn (Lemon et al. 1994).

Die Beispiele zeigen, dass es kein generelles Prozessmuster für das Gesangslernen der Singvögel gibt; insbesondere der zeitliche Ablauf ist artabhängig. Viele Singvogelarten können bereits vom Vater oder von den ♂ der Brutpopulation Gesang aufnehmen und (zumindest teilweise) auch lernen (Prachtfinken, Baumläufer, Meisen). Zu diesem Lernfenster unmittelbar nach der Nestlingszeit besteht (alternativ, meistens jedoch zusätzlich) ein weiteres im

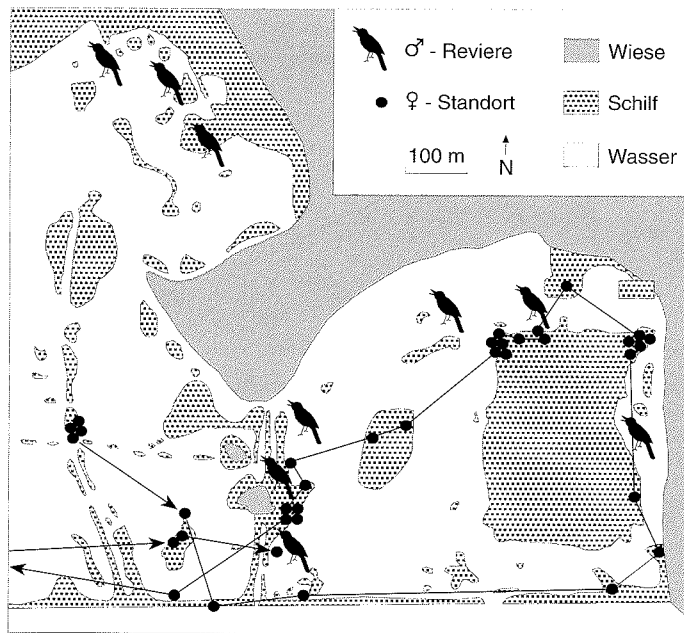
nächsten Frühling. In späteren Jahren ist additives Lernen wohl bei vielen Arten anzunehmen. Der Begriff «Prägungsfensters» wird nur für Prachtfinken richtig angewandt; im allgemeinen Fall muss korrekterweise von Lernfenster gesprochen werden.

Reaktion der ♀ und evolutive Bedeutung des Gesangs

Als wichtigste Funktionen des Gesangs sind Reviermarkierung und Anlocken von ♀ anerkannt (Catchpole & Slater 1994). Während von den ♂, als Produzenten und als Empfänger des Gesangs, recht viel bekannt ist, wissen wir von den ♀ und ihren Reaktionen auf den Gesang noch immer wenig. Dabei sind die ♀ – stimmen unsere Funktionserklärungen – zeitweise sogar die wichtigeren Adressaten des Gesangs. Letztlich liegt die Entscheidung für einen gewissen Brutpartner bei ihnen, unabhängig davon, aufgrund welcher Parameter sie die Wahl treffen. Bei vielen Singvögeln muss Gesang ein in dieser Weise funktionierender Parameter sein. Mit ihrer Wahl bestimmen die ♀, welche Fortpflanzungsleistung ein bestimmtes ♂ erzielen kann.

Der Bezug der ♀ zum Gesang ist, insbesondere im Feld, nicht einfach zu überprüfen, allerdings sind viele indirekte Nachweise bekannt. Baker (1983) konnte zeigen, dass Dachsammer-♀ nicht nur den Artgesang als solchen, sondern den Dialekt ihrer Population kennen. Mit Testosteron behandelte Dachsammer-♀ singen den richtigen Lokaldialekt ihrer Population; sie haben ihn demnach nicht nur verstanden, sie können ihn auch wiedergeben (Cunningham & Baker 1983). Die ♀ reagieren mit Balz- und Kopulationshaltung auf den eigenen, nicht aber auf einen fremden Dialekt (Baker, Spitler-Nabors, Thomson & Cunningham 1987). Auch wildgefangene Kohlmeisen-♀ reagieren signifikant häufiger mit Kopulationsaufforderungen auf den eigenen Dialekt im Vergleich zu einem aus einer nur 8 km entfernten Population (Baker, McGregor & Krebs 1987). Von Trauerschnäppern wurde bekannt, dass die ♀ ihre ♂ anhand des Gesangs sogar individuell erkennen können, und zwar bereits nach einer kurzen Anpaarungszeit von nur we-

Abb. 2. Brutrevier-Suche eines Drosselrohrsänger-♀ *Acrocephalus arundinaceus* am 23. Mai 1989 in einem schwedischen Brutgelände. Die Standorte wurden alle 10 min mittels Telemetrie erfasst. Auflassort Mitte links um 04.50 Uhr, Endpunkt um 12.50 Uhr Mitte unten. Nach Bensch & Hasselquist (1992). – *Movements of a female Great Reed Warbler on 23 May 1989 in a Swedish breeding ground. Movements determined by radio-tracking in 10-minute intervals, starting at 04.50 a.m. in the left-middle, ending at 00.50 p.m. in the lower-middle. After Bensch & Hasselquist (1992).*



nigen Tagen (Lampe & Slagsvold 1994). Viel seltener sind direkte Nachweise der ♀-Beziehung zum Gesang, wie ihn Eriksson & Wallin (1986) an Trauerschnäppern *Ficedula hypoleuca* und Halsbandschnäppern *F. albicollis* erbracht haben. Zur Zeit der Paarbildung wurden den ankommenden ♀ ausgestopfte ♂ und Nistkasten angeboten, die einen mit Gesang ab Tonband, die andern ohne. In den Nistkästen mit Gesang fingen sich 9 ♀ mit der automatischen Falle, in den «stillen» Nistkästen wurde nur ein einziges gefangen. Noch ist nur ungenau bekannt, nach welchen Kriterien des Gesangs die ♀ ihre Wahl treffen.

Ebenfalls auf direkte Weise lässt sich die Reaktion von Vögeln über die Änderung der Herzschlagfrequenz messen (Zimmer 1982). Diese an sich elegante Methode ist nur in der Volière anwendbar, auch wenn die Datenübermittlung telemetrisch erfolgt (Diehl & Helb 1986). Beim Zilpzalp *Phylloscopus collybita* reagierten ♂ und ♀ nur auf den Gesang von ebenfalls aus Mitteleuropa stammenden Artgenossen; die Gesänge von spanischen und kanarischen Zilpzalpen bewirkten keine Erhöhung der Herzschlagfrequenz (Zimmer 1982). An

Amseln *Turdus merula* stellten Diehl & Helb (1986) fest, dass die Reaktion auf den arteigenen Gesang bei den ♂ länger anhält als bei den ♀. Für differenziertere Analysen sind dieser Methode Grenzen gesetzt, da die Herzschlagfrequenz von zu vielen inneren und äusseren Einflüssen abhängig ist und überlagert wird (Bastian 1984). Das Testen von ♀-Reaktionen auf dem Niveau von arteigenen Dialekten oder Gesangsunterschieden zwischen einzelnen ♂ ist damit nicht möglich.

In einer Feldarbeit haben Bensch & Hasselquist (1992) die Entscheidungsfindung bei Drosselrohrsänger-♀ *Acrocephalus arundinaceus* dokumentiert. 13 ♀ wurden gefangen, in ein neues Brutgebiet verfrachtet und dort bei ihrer Revier- und ♂-Suche telemetrisch verfolgt (Abb. 2). Die ♀ besuchten im Durchschnitt 6 ♂, bevor sie sich niederliessen. Sie entschieden sich für jene ♂, welche frühzeitig im Brutgebiet angekommen waren und hochwertige Reviere besaßen. Alle berücksichtigten ♂ brachten die Lockstrophe in ihrem Gesang und zeigten damit ihre Paarungswilligkeit an. Die Repertoiregrösse hatte keinen Einfluss. Ebenfalls am Drosselrohrsänger fand Fischer

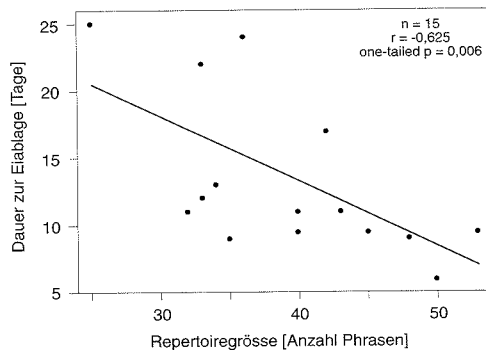


Abb. 3. Resultate eines Wegfangexperiments am Star *Sturnus vulgaris*. Die Frist von der Nistkastenbesetzung bis zur Ablage des ersten Eies ist der Grösse des Gesangsrepertoires gegenübergestellt. Diese Frist dient somit als Mass der Bevorzugung bei der Wahl von ♂ durch die ♀. Nach Mountjoy & Lemon (1996). – *Size of song repertoire versus delay between the date a nest box was claimed and the date when the first egg was laid after a removal experiment with European Starlings. Males with larger repertoires (and greater age) are chosen with less delay. After Mountjoy & Lemon (1996).*

(1994) keinen Zusammenhang von Polygynie-Rate oder Bruterfolg zur Repertoiregrösse. Dazu im Gegensatz steht die Hypothese von Catchpole (1986, 1987): Bei der gleichen Art soll höhere Variabilität im Gesang als positiver Faktor im Sinne der sexuellen Auswahl (sexual selection) funktionieren. Danach vermöchte ein ♂ mit einem grösseren Repertoire mehr ♀ in sein Revier zu locken und dadurch einen höheren Bruterfolg zu erreichen.

Mountjoy & Lemon (1996) haben am Star *Sturnus vulgaris* diese Hypothese ebenfalls getestet (Abb. 3). Nach dem Wegfang der ♂ einer Kolonie wurde der Besiedlungsverlauf durch die neuen ♂ verfolgt und deren Gesangsrepertoire gemessen. Es zeigte sich, dass die ♀ zuerst jene ♂ mit den grösseren Repertoires wählten (da die Repertoiregrösse altersabhängig war, wählten sie gleichzeitig auch ältere ♂).

Die Selektion auf ein grösseres Repertoire kollidiert allerdings mit der mehrfach nachgewiesenen Bevorzugung des bekannten Dialekts durch die ♀, allerdings bei anderen Arten. Konkret würden sich bei einem Prozess in diesem Sinne die ♀ für «möglichst viel» entscheiden, was zumindest nicht übertragbar ist. Bei den vielen spottenden Arten (Kroodsma & Baylis 1982) führte der evolutive Vorteil des variablen Gesangs letztlich zu einem Verdrängen von arteigenen Teilen mit fatalen Konsequenzen.

Gerade in die umgekehrte Richtung weisen die Konstanz von Dialekten und die Stabilität von Dialektgrenzen über mehrere Jahre (Zusammenfassung in Thielcke 1987, 1992). Diesbezüglich am besten dokumentiert sind die bereits erwähnten Dachsammern in Kalifornien (Abb. 4). In solchen Populationen ist die Fortpflanzungschance verknüpft mit dem Beherrschen des lokalen Dialekts. Nicht das grosse Repertoire und die grosse Variabilität, sondern die eigentliche Monotonie, die präzise Beherrschung des einfachen Lokaldialekts erhöht die Fitness der ♂. Nicht (nur) die Situation zwi-

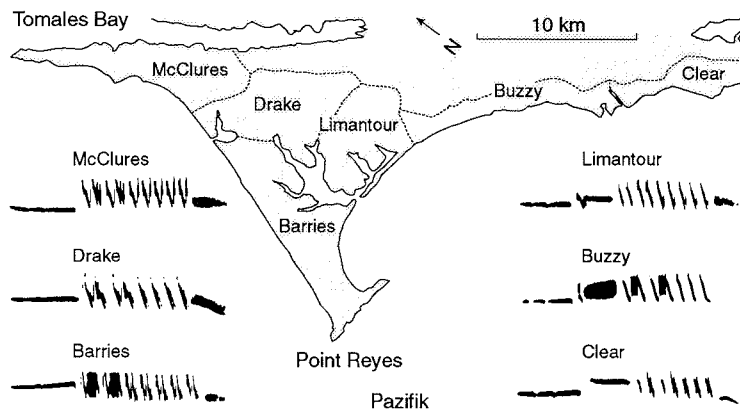


Abb. 4. Geographische Verteilung von 6 Dialekten der Dachsammer *Zonotrichia leucophrys* an der Pazifikküste Kaliforniens. Nach Tomback et al. (1983). – *Geographic distribution of White-crowned Sparrow's dialects in a Californian coastal scrub habitat. After Tomback et al. (1983).*

schen Rivalen, sondern die Beziehung der ♀ zum Gesangsvortrag der ♂ ist selektiv wirksam. Dabei vermittelt der Gesang dem ♀ Informationen über den potentiellen Brutpartner, und zwar schnell und effizient. Fremddialektsänger sind rasch aussonderbar; bereits nach Anhörung von drei Sängern kann das ♀ eine Mehrheitsentscheidung einfach durchführen durch Eliminierung des Unbekannten. ♂ mit einem fremden Dialekt können als Floater erkannt werden; sie sind als Brutpartner in der entsprechenden Population minderwertig. ♂ mit dem lokalen Dialekt hingegen zeigen an, dass sie bereits ortserfahren und eventuell auch älter sind.

Aus den dargelegten Fällen wird klar, dass zwei gegensätzliche Mechanismen der Gesangsevolution beschrieben sind. Die eine Richtung deutet auf vereinfachenden, möglichst schwach variablen Gesang. Gerade umgekehrt sieht die andere Richtung den variantenreichen Gesang, das grössere Repertoire, als evolutiven Schrittmacher. Sind die gezeigten praktischen Beispiele keine Artefakte, so ist – wie beim Gesangslernen – Artspezifität der einzige Ausweg aus dem Dilemma.

Schlüsse

Die Felderfahrungen der letzten zwei Jahrzehnte haben ergeben, dass Singvögel nicht nur in der Zeit unmittelbar nach dem Flüggewerden ihren Gesang und Dialekt erlernen können. Viele Arten lernen ihre Dialekte frühestens im Frühling des ersten Brutjahres. Die Phase des frühjugendlichen Gesangslernens ist als Lernfenster zu bezeichnen. Von einem irreversiblen Vorgang kann bei den Prachtfinken gesprochen werden; in diesem (Ausnahme-)Fall existiert ein Prägungsfenster.

Während die akustischen Lernvorgänge (zumindest im Labor) gut untersucht sind, mangelt es an Feldarbeiten zur Situation der Empfängerseite, insbesondere in der Beziehung der ♀ zum Gesang der ♂. Zudem wird die Bedeutung des Gesangsrepertoires kontrovers ausgelegt. Nach der einen Hypothese soll ein möglichst grosses Repertoire von evolutivem Vorteil sein. Nach der anderen soll der stabile, nicht-variierte Dialekt dem Sänger Vorteile im

Sinne von Paarungschancen und damit evolutive Vorteile bringen. Das Dilemma kann nur mit Artunterschieden erklärt werden.

Literatur

- BAKER, M. C. (1983): The behavioral response of female Nuttall's White-Crowned Sparrows to male song of natal and alien dialects. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 309–315.
- BAKER, M. C., K. SPITLER-NABORS, A. D. THOMPSON jr. & M. A. CUNNINGHAM (1987): Reproductive behaviour of female white-crowned sparrows: effect of dialects and synthetic hybrid songs. *Anim. Behav.* 35: 1766–1774.
- BAKER, M. C., P. MCGREGOR & J. R. KREBS (1987): Sexual response of female Great Tits to local and distant songs. *Ornis Scand.* 18: 186–188.
- BAPTISTA, L. (1985): The functional significance of song sharing in the White-crowned Sparrow. *Can. J. Zool.* 63: 1741–1752.
- BAPTISTA, L. & L. PETRINOVICH (1986): Song development in the white-crowned sparrow: social factors and sex differences. *Anim. Behav.* 34: 1359–1371.
- BASTIAN, H. V. (1984): Die Abhängigkeit der Herzfrequenz des Zilpzalps (*Phylloscopus collybita*) von Qualität und Lautstärke akustischer Signale. *Vogelwarte* 32: 241–250.
- BENSCH, S. & D. HASSELQUIST (1992): Evidence for female choice in a polygynous warbler. *Anim. Behav.* 44: 301–311.
- BERGMANN, H.-H. (1993): Der Buchfink. Wiesbaden.
- BEZZEL, E. (1988): Die Gesangszeiten des Buchfinken: Eine Regionalstudie. *J. Orn.* 129: 71–81.
- CATCHPOLE, C. (1986): Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behav. Ecol. Soc.* 19: 439–445. – (1987): Bird song, sexual selection and female choice. *Trends Ecol. Evol.* 2: 94–97.
- CATCHPOLE, C. & P. J. SLATER (1995): Bird song. Biological themes and variations. Cambridge.
- CHRISTIAN, E. (1969): Magnetontechnik. München.
- CUNNINGHAM, M. A. & M. C. BAKER (1983): Vocal learning in White-crowned Sparrows: sensitive phase and song dialects. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13: 259–269.
- DEWOLFE, B., L. BAPTISTA & L. PETRINOVICH (1989): Song development and territory establishment in Nuttall's White-crowned Sparrows. *Condor* 91: 397–407.
- DIEHL, P. & H.-W. HELB (1986): Radiotelemetric monitoring of heart-rate responses to song playback in Blackbirds (*Turdus merula*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 213–219.
- ERIKSSON, D. & L. WALLIN (1986): Male bird song attracts females – a field experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 297–299.
- ESPMARK, Y., H. LAMPE & T. BIERKE (1989): Song conformity and continuity in song dialects of Red-

- wings *Turdus iliacus* and some ecological correlates. *Ornis scand.* 20: 1–12.
- FISCHER, S. (1994): Temporal and sequential organization of song in the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Bioacoustics* 6: 70–71.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1991): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 12. Wiesbaden.
- GÜTTINGER, H., E. PRÖVE, K. WEICHEL & A. PESCH (1984): Hormonelle Korrelate zur Gesangsentwicklung der Kanarienvögel. *J. Orn.* 125: 245–247.
- HEGELBACH, J. (1986): Gesangsdialekt und Fortpflanzungserfolg bei Grauammer-♂ *Emberiza calandra*. *Orn. Beob.* 83: 253–256.
- HULTSCH, H. & M. KOPP (1989): Early auditory learning and song improvisation in Nightingales, *Luscinia megarhynchos*. *Anim. Behav.* 37: 510–512.
- IMMELMANN, K. (1967): Zur ontogenetischen Gesangsentwicklung bei Prachtfinken. *Zool. Anz.* 30, Suppl.: 320–332. – (1976): Einführung in die Verhaltensforschung. Hamburg.
- KROODSMA, D. (1982): Learning and the ontogeny of sound signals in birds. In: D. KROODSMA & E. H. MILLER (eds): *Acoustic Communication in Birds II*: 1–23. New York.
- KROODSMA, D. & J. R. BAYLIS (1982): A world survey of evidence for vocal learning in birds. In: D. KROODSMA & E. H. MILLER (eds): *Acoustic Communication in Birds II*: 311–337. New York.
- LAMPE, H. & T. SLAGSVOLD (1994): Individual recognition based on male song in a female bird. *J. Orn.* 135: 163.
- LEMON, R., S. PERREAULT & D. WEARY (1994): Dual strategies of song development in American redstarts, *Setophaga ruticilla*. *Anim. Behav.* 47: 317–329.
- MARLER, P. (1970): A comparative approach to vocal learning: song development in white-crowned sparrows. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 71: 1–25.
- MARLER, P. & S. PETERS (1982): Structural changes in song ontogeny in the Swamp Sparrow *Melospiza georgiana*. *Auk* 99: 446–458.
- MOUNTJOY, D. J. & R. E. LEMON (1996): Female choice for complex song in European Starling: a field experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38: 65–71.
- RÖHSS, M. & B. SILVERIN (1983): Seasonal variations in the ultrastructure of the Leydig cells and plasma level of luteinizing hormone and steroid hormones in juvenile and adult male Great Tits. *Ornis Scand.* 14: 202–212.
- ROST, R. (1987): Entstehung, Fortbestand und funktionelle Bedeutung von Gesangsdialekten bei der Sumpfmehse *Parus palustris* – ein Test von Modellen. *Konstanzer Dissertationen* 176.
- THIELCKE, G. (1987): Langjährige Dialektkonstanz beim Gartenbaumläufer. *J. Orn.* 128: 171–180. – (1988): Neue Befunde bestätigen Baron Pernaus (1660–1731) Angaben über Lautäusserungen des Buchfinken. *J. Orn.* 129: 55–70. – (1992): Stabilität und Änderung von Dialekten und Dialektgrenzen beim Gartenbaumläufer. *J. Orn.* 133: 43–59.
- THIELCKE, G. & M. KRONE (1989): Experimente über sensible Phasen und Gesangsvariabilität beim Buchfinken (*Fringilla coelebs*). *J. Orn.* 130: 435–453.
- THORPE, W. (1958): The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch. *Ibis* 100: 535–570.
- TOMBACK, D. D. B. THOMPSON & M. C. BAKER (1983): Dialect discrimination by White-crowned Sparrows: reaction to near and distant dialects. *Auk* 100: 452–460.
- ZIMMER, U. (1982): Birds react to playback of recorded songs by heart rate alteration. *Z. Tierpsychol.* 58: 25–30.