

Neues zur geographischen Gesangsvariation der Mönchsmeise *Parus montanus* Conrad

Willi Thönen

On the geographic variation in the song of *Parus montanus*. – Since the author's first paper on the subject (Thönen 1962), new data on the distribution of the geographical song types in *Parus montanus* – «normal», «alpine», «sino-japanese» – and the areas with mixed song («normal»/«alpine») have been collected throughout Europe and Asia. The result is an almost complete picture of the distribution pattern. Besides new facts concerning some nomenclaturally disputed populations in Europe and strong arguments for the conspecificity of the Tien Shan birds (*songarus*) with *P. montanus*, it provides significant clues to the species' history. The «monolingual» populations with «normal» or «alpine» song in parts of Europe and Asia are supposed to be relics of two waves of colonisation which occurred in the last two interglacial periods, first by birds with «alpine» song. *Parus atricapillus turneri* in Alaska, too, with its nearly «alpine» song, may be a relic of the latter. Japan seems to have been colonized from two directions: Hokkaido from Siberia via Sakhalin, the rest of Japan from China.

Key words: *Parus montanus*, song type.

Willi Thönen, Fauggersweg 54, CH–3232 Ins

Wie in einer früheren Arbeit dargelegt (Thönen 1962), weicht bei der Mönchsmeise (Mm) der Reviergesang der Alpenrasse *montanus* («Alpenmeise») so stark von jenem der übrigen west- und mitteleuropäischen Rassen («Weidenmeisen») ab, dass die Vögel beider Gesangspopulationen auf den fremden Gesang in der Regel nicht reagieren. Wo die zwei Gesangsareale aneinandergrenzen, sind sie entweder scharf getrennt, wenn ein bedeutendes topographisches Hindernis, gewöhnlich ein grosses Tal, den Individuenaustausch erschwert, oder durch eine schmale «zweisprachige» Mischzone verbunden, wenn dies nicht der Fall ist. Hier kann man vom gleichen ♂ beide Gesangsformen (Gf) sowie verschiedenste Zwischenvarianten hören und erhält im Klangatruppenversuch auf alle eine Reaktion. Obwohl ausserhalb der Mischzonen der fremde Gesang offenbar nicht mehr «verstanden» wird, kommt es also bei ungehindertem Kontakt zur (uneingeschränkten?) Vermischung. Der Gesangsunterschied ist somit kein – oder zumindest kein voll wirksamer – Isolationsfaktor. Die Grenzen und Mischzonen zwischen den beiden Gesangsarealen stimmen mit denjenigen zwi-

schen der Rasse *montanus* und ihren Nachbarassen *salicarius* bzw. *rhenanus*, soweit sie ermittelt wurden (Stresemann & Sachtleben 1920, Jouard 1936, 1941), überein. Dies und die über alle Gebirgshindernisse hinweg homogene Verbreitung der «alpinen» Gf lassen den Schluss zu, dass es sich hier um zwei eiszeitlich getrennt gewesene Populationen handelt, welche postglazial wieder in Kontakt miteinander gekommen sind.

1962 waren mir noch keine brauchbaren Gesangsangaben aus Osteuropa und Sibirien zugänglich und grossräumige Zusammenhänge daher nicht erkennbar. Mit zunehmender Öffnung dieser Gebiete konnte aber seither auch von dort Material beschafft werden. Dabei zeigte sich, dass in Japan und China noch eine dritte, die «sino-japanische» Gf existiert.

Die Gesamtheit der jetzt vorliegenden Befunde ergibt nun ein zwar noch nicht lückenloses, aber doch bereits aufschlussreiches Verbreitungsbild der verschiedenen Gf von *Parus montanus*. Es zeigt Zusammenhänge auf, welche der lange Zeit rein morphologisch orientierten Systematik verborgen bleiben mussten, deren Kenntnis jedoch zur Klärung alter Streit-

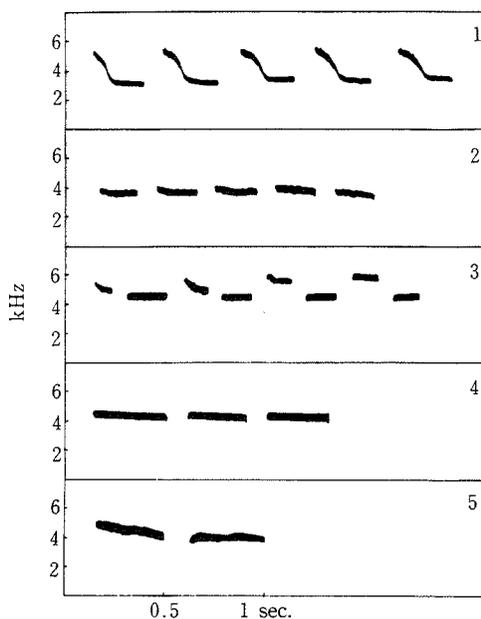


Abb. 1. Typische Vertreter aller Gesangsformen der Mönchsmeise *Parus montanus* und der Schwarzkopfmeise *Parus atricapillus*. 1–3: *P. montanus*: 1 = «normal», 2 = «alpin», 3 = «sino-japanisch»; 4 und 5: *P. atricapillus*: 4 = Alaska, 5 = «Standard-Gf». Aufnahmen 1, 2 und 4 W. Thönen, 3 Schallplatte Japanese bird songs (Victor 519, Hoshino & Kabaya), 5 Cornell Lab. of Ornithology, Ithaca, USA (P. P. Kellogg). Abb. aus Thönen & Fujimaki (1995). – Songs of *Parus montanus* and *Parus atricapillus*. 1 = «normal», 2 = «alpine», 3 = «sino-japanese», 4 = Alaska, 5 = «standard» song type of *P. atricapillus*.

fragen beitragen kann. Anmerkung: Während der Fertigstellung dieses Manuskripts sind von anderen Autoren bereits neue Ergebnisse aus Asien publiziert worden (s. Nachwort).

1. Gesangsformen und Definitionen

1.1. Gesangsformen

Die «normale» (in Europa am weitesten verbreitete) und die «alpine» (ursprünglich nur aus den Alpen bekannte) Gf sind seinerzeit ausführlich beschrieben und auch sonographisch dargestellt worden (Thönen 1962). Die «sino-japanische» habe ich am XV. Internatio-

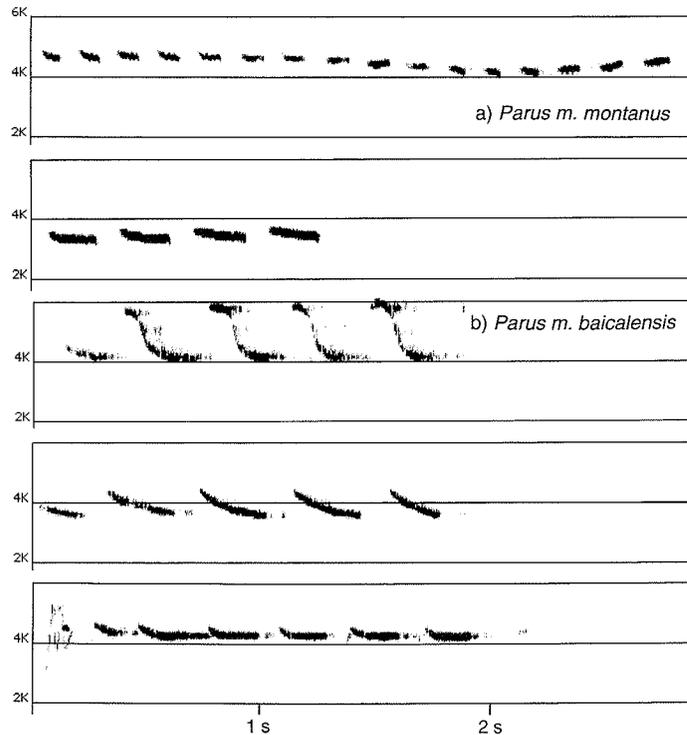
nen Ornithologenkongress 1970 mittels Tonaufnahme und Sonogramm des Gesanges von *P. m. restrictus* aus Hondo (Japan) vorgestellt (Thönen 1970, Sonogramm in den Proceedings nicht abgebildet). Ihr auffälligstes Merkmal sind die alternierende (abwechselnde) Tonhöhe (Frequenz) und Länge der Elemente (einzelnen Pfeiftöne) sowie der dadurch etwas «hüpfende» Rhythmus der Strophen. Beispiele aller drei Gf sowie intermediärer Varianten zwischen «normaler» und «alpiner» Gf sind in Abb. 1 und 2 dargestellt.

Haftorn und Hailman (beide in Hailman 1989) haben die Existenz zweier sich geographisch ausschliessender Gf in Europa bezweifelt. Es sei nur eine Ermessensfrage, ob man die verschiedenen Abweichungen als «kleine Varianten» (minor variants) oder als echte, selbständige Gf (major song types) taxieren wolle. Der angezweifelte Sachverhalt ist jedoch von vielen Ornithologen ausdrücklich oder indirekt bestätigt worden (z.B. Hölzinger et al. 1970, Ludescher 1973, Dorka 1977, Eck & Geidel 1977, Romanowski 1978, Wodner 1980, Königstedt 1983, Masch 1988, Eck 1990, Ernst 1991). Es scheint, dass Haftorn, der in Norwegen lebt, und Hailman, der sich auf Tonaufnahmen von dort beruft, den Mm-Gesang nur aus Skandinavien kennen und die dortige Situation als für ganz Europa gültig ansehen. Da die Mm in ganz Skandinavien entgegen meiner früheren, auf den damals verfügbaren Angaben beruhenden Aussage (Thönen 1962) beide Gf und intermediäre Varianten singen, ist es verständlich, dass die zwei Autoren in der «normalen» und «alpiner» Gf einfach die beiden Extreme dieses ganzen Spektrums sehen. Dem gleichen Irrtum ist schon Müller (1963) zum Opfer gefallen, der ebenfalls in einem «zweisprachigen» Gebiet, nämlich in der südbayerischen Alpenrandzone, tätig war, wo *P. m. salicarius* und *montanus* zusammentreffen (Stresemann & Sachtleben 1920).

1.2. Definitionen

Für den vorliegenden Fall von geographischer Gesangsvariation vermeide ich den Ausdruck «Dialekt». Dieser aus der Humansprachfor-

Abb. 2. a) Zwei extreme Varianten der «alpinen» Gf. Dazwischen kommen alle möglichen Übergänge vor. Jedes ♂ kann verschiedene Varianten singen. Nie aber alterniert bei dieser Gf die Länge der Elemente. Solche Strophen kommen nur im Verbreitungsgebiet der «sino-japanischen» Gf vor, was ihre Zugehörigkeit zu letzterer unterstreicht. b) Gesänge eines Mischsängers bei Chabarovsk: Übergang von der «normalen» Gf über eine intermediäre Form zu nahezu perfektem «alpinem» Gesang. Aufnahmen W. Thönen. – a) *Two extreme variants of the «alpine» ST. Between them, all kinds of intermediate variants occur. Each ♂ can sing different variants, but never with alternating length of the elements; such strophes are found in the distribution area of the «sino-japanese» ST only, a fact which confirms their affiliation with the latter.* b) *Songs of a «mixed singer» near Khabarovsk: «normal», intermediate and almost perfect «alpine» song.*



schung stammende Begriff sollte meines Erachtens entsprechend der dort geübten Praxis verwendet werden, also für auf relativ kleine Gebiete beschränkte und dort zwar vorherrschende, aber kaum je 100 % der Individuen eigene Besonderheiten in den Lautäußerungen. Für grossräumig und homogen verbreitete, oft auch mit morphologischen Unterschieden einhergehende Gesangsausprägungen, wie sie ausser von *Parus montanus* z.B. auch vom Zilpzalp *Phylloscopus collybita* (Thielcke & Linsenmair 1963, Martens & Meincke 1989, weitere Arbeiten siehe bei Glutz & Bauer 1991) oder vom Zwergschnäpper *Ficedula parva* (Svensson 1984, 1987) bekannt sind, scheint mir «Gesangsform»¹ angemessener.

¹Mit Bergmann & Helb (1982) würde ich «Gesangstyp» vorziehen, schon weil dadurch auch die Analogie mit dem in englischsprachigen Arbeiten gebräuchlichen «song type» deutlich würde. «Gesangsform» hat

Individuen, Populationen oder Gebiete mit nur einer Gf werden hier – ohne Vermenschlichungsabsicht! – als «einsprachig» bezeichnet, solche mit beiden Gf und Zwischenformen als «zweisprachig» bzw. Mischsänger, -populationen oder -gebiete (-zonen). Ihr Gesang wird als «zweisprachig», variabel oder Mischgesang bezeichnet. Im Kap. 6 wird er in Anlehnung an Martens & Nazarenko (1993) auch «sibirisch» genannt. Im Gegensatz zu diesen Autoren halte ich ihn aber nicht für eine ursprüngliche, vierte Gf, sondern für ein Produkt des sekundären Kontakts zwischen «normal» und «alpin» singenden Populationen (s. S. 27). Die Vorsilbe «Misch-» bezieht sich in dieser Arbeit nur auf die Gesangs- und nicht auf die genetische Situation, über die meines Wissens noch keine Untersuchungen vorliegen.

sich aber so eingebürgert, dass ich mich an diesen Ausdruck halten werde.

2. Beschaffung des eigenen Beobachtungsmaterials

2.1. Methode

Das Vorgehen zur Ermittlung der Gf einer Gegend ist seinerzeit eingehend beschrieben worden (Thönen 1962). Hier daher nur kurz das Wesentlichste. Genutzt wird der Umstand, dass einsprachige Mm normalerweise nur auf die eigene Gf reagieren (als Reaktion gilt Kontergesang² mit der Gesangsattrappe, verbunden mit deutlicher Annäherung an diese), wogegen Mischsänger auf beide reagieren und sich meistens auch dazu bringen lassen, von der bisher gesungenen auf die andere Gf überzugehen, wenn ihnen diese einige Zeit vorgeführt wird. Hat sich ein Sänger nach etwa 10 Attrappenstrophen nicht umstimmen lassen, so gehe ich zur von ihm gesungenen Gf über. Reagiert er jetzt, was fast immer der Fall ist, so wird er als einsprachig taxiert. Eine lokale Population gilt jedoch erst als einsprachig, wenn alle gehörten ♂ dieselbe Gf gesungen und sich mindestens zwei davon auch in diesem Test als nicht umstimmbare erwiesen haben. Dagegen genügt schon ein einziges ♂, das die andere Gf spontan singt oder sich dazu umstimmen lässt, um die Gegend als Mischgebiet auszuweisen, dessen Ausdehnung dann durch weitere Tests an immer entfernteren Stellen ermittelt werden muss.

Als Gesangsattrappen verwende ich nicht Tonaufnahmen, sondern pfeife beide Gf mit dem Munde nach, was bei der «alpinen» sehr, bei der «normalen» etwas weniger leicht ist. Die Mm reagieren auf diese Nachahmungen so prompt und intensiv, dass mit Tonaufnahmen nicht noch mehr zu erreichen wäre. Dieses primitive Hilfsmittel hat sich in der Praxis, z.T. im Beisein prominenter Zeugen, bestens bewährt. Wer es als unwissenschaftlich ablehnt, übersieht, dass es hier nicht um die Ermittlung reaktionsauslösender Gesangsparameter geht (bei der das Abspielen von z.T. modifizierten

Tonaufnahmen natürlich unverzichtbar ist), sondern darum, den Vogel mit allen möglichen Mitteln zum Singen der andern Gf zu verleiten, falls er sie überhaupt besitzt. Dazu ist die subtil dosier- und abwandelbare, der jeweiligen Situation anpassbare Mundnachahmung nach meinen Erfahrungen sogar besser geeignet als das Abspielen stets gleicher, fixer Strophenfolgen ab Band, das den Vogel bisweilen eher zu verwirren scheint und mit der Verwendung von Stopfpräparaten statt lebender Exemplare bei Verhaltensexperimenten verglichen werden kann. Selbstverständlich kommt man aber bei weniger leicht nachahmbaren Gesängen – also bei der grossen Mehrzahl der Fälle – nicht ohne Tonaufnahmen aus. *Parus montanus* stellt da einen seltenen Glücksfall dar.

Aus obigen Gründen habe ich Tonbandgeräte nur für Beleg- und Studienaufnahmen verwendet. Es kamen zum Einsatz: 1956–1960 REVOX 36-1 mit Mikrofon Beyer M 26; 1960–1964 MARSIC mit Mikrofon MD 21; 1964–1987 UHER 4000 Report L mit Sennheiser MD 21 oder Grampian DP4 plus Parabolreflektor Durchmesser 60 cm und ab 1979 mit Richtmikrofon Sennheiser Elektret MKE 801; seit 1987 SONY Walkman WM-D6C mit Elektret MKE 801. (Diese Reihenfolge widerspiegelt zugleich die technische Entwicklung: beim REVOX musste ich als «Zubehör» mein erstes Auto anschaffen zum Transport von Aufnahmegerät, 12-Volt-Batterie, Spannungswandler und Kabel, zusammen etwa 60 kg. Das MARSIC wog ca. 6 kg, das UHER ca. 4,5 kg, und das SONY mit ca. 750 g hat in der Westentasche Platz.)

2.2. Reisen

SE-Frankreich: 9. – 11. 5. 1966 und 2. – 3. 5. 1990 Exkursionen im Kontaktgebiet Jura/Alpen. – *Skandinavien*: 18. 5. – 28. 6. 1964 von S-Schweden über N-Finnland bis N-Norwegen; 8. – 25. 5. 1970 S- und SW-Norwegen bis zum Dovrefjell; 5. – 28. 6. 1974 von S-Schweden bis Gällivare (Norrbotten) mit Abstecher nach S-Tröndelag (Norwegen). – *Balkanländer*: 28. 4. – 16. 5. 1965 Bulgarien (Vitoscha-, Pirin- und Rilagebirge sowie Rhodopen; 21. – 24. 4. 1990 Stara Planina und Rhodopen);

²Gesangsduell zwischen Reviernachbarn, wobei «deren Strophen gegenseitig in fester zeitlicher Beziehung zueinander stehen» (Bergmann & Helb 1982), also miteinander abwechseln.

Rumänien (SE-Karpaten bei Predeal, Lacul Rosu bei Gheorgheni; S-Karpaten bei Sibiu, wegen hohem Schnee erfolglos). – *Ehemalige Sowjetunion*: 15. 7. – 5. 8. 1969 mit amerikanischer Birdwatcher-Gruppe (Crowder Nature Tours) nach Zentralasien und Sibirien, Mm-Beobachtungen bei Alma Ata, Novosibirsk, Irkutsk und Listvjanka (Baikalsee), dann privater Abstecher nach Bratsk (Angara), Tonbandgeräte noch verboten; 3. – 24. 6. 1985 Gruppenreise (Naturstudienreisen GmbH, nachstehend NSR) nach Zentralasien und Sibirien, Mm-Beobachtungen bei Alma Ata, Irkutsk, Listvjanka und Bratsk; 31. 5. – 16. 6. 1987 mit NSR nach Sibirien und Sowjet-Fernost, Mm-Beobachtungen bei Irkutsk, Listvjanka, Bratsk und Chabarovsk; 12. – 28. 5. 1989 mit NSR nach Sibirien, zum Amur und nach Sachalin, Mm-Beobachtungen bei Irkutsk, Listvjanka, Chabarovsk sowie bei Jushno-Sachalinsk und Korsakov auf Sachalin. – *Japan*: 2. – 4. 6. 1991 Hokkaido (Akan Nationalpark und Nemuro).

3. Ergebnisse (eigene Befunde und Angaben Dritter)

Berücksichtigt sind Befunde, welche die bisherigen Kenntnisse verfeinern, erweitern oder korrigieren. Angaben ohne Autornamen: eigene Beobachtungen. Die Numerierung im Text entspricht derjenigen auf der zugehörigen Karte. Bei meinen Befunden ist in Klammer die Zahl der gehörten und getesteten ♂ angegeben.

3.1. Südostfrankreich (Karte Abb. 3)

«Normal»

1. Col de l'Épine/Mont du Chat 9. 5. 1966 (4); 2. Col du Granier 9. 5. 1966 (1); 3. Col du Cucheron 9. 5. 1966 (1); 4. Col du Coq 3. 5. 1990 (2); 5. Col de Tamié 10. 5. 1966 (2); 6. Grand Colombier 3. 5. 1990 (1).

«Alpin»

7. Col des Ayes 2. 5. 1990 (2); 8. Col des Mouilles 2. 5. 1990 (2); 9. Col du Grand Cucheron 2. 5. 1990 (3); 10. Col du Barioz 2. 5. 1990 (3 ♂ und 1 sich mir bettelnd näherndes

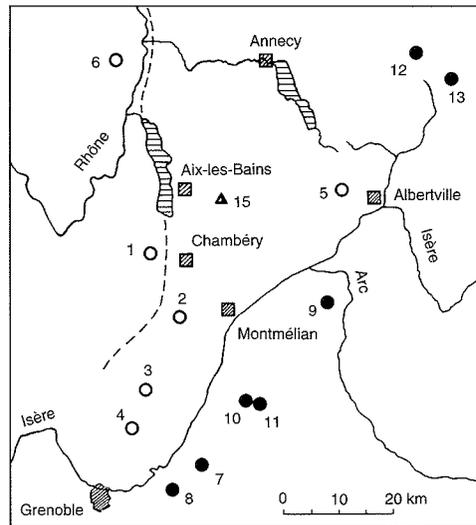


Abb. 3. Grenze zwischen «normaler» und «alpinen» Gf in SE-Frankreich. Kreise = «normale» Gf, Punkte = «alpine» Gf, Dreieck = Mischsänger. Unterbrochene Linie = geologische Grenze zwischen Jura und Alpen. Der im Text erwähnte Pt. 14 liegt ausserhalb des Kartenausschnitts, ca. 75 km SE von Grenoble. – *Boundary between «normal» and «alpine» song type in SE France. Circles = «normal», dots = «alpine» song type, triangle = mixed song. Dashed line = geological boundary between Jura and Alps. Pt. 14 mentioned in the text is situated about 75 km SE of Grenoble and not shown on the map.*

♂); 11. Crêt du Poulet 2. 5. 1990 (1); 12. Col des Aravis 11. 5. 1966 (1); 13. Mégève 11. 5. 1966 (2); 14. Orcières (Hautes-Alpes) (käufliche Tonkassette von D. J. Pernin und briefl.).

Mischsänger

15. Mont Revard 10. 5. 1966 (1).

3.2. Schweiz, Süddeutschland, Vorarlberg (Österreich)

Schweiz: Seit 1962 über 60 eigene Beobachtungen (wovon gut 40 an neuen Stellen) und mehrere Angaben anderer Beobachter. Das seinerzeit dargestellte Verbreitungsbild (Thönen 1962) wird bestätigt mit Ausnahme der Erweiterung zweier schon bekannter Mischzonen und der Entdeckung einer neuen: 1. Schratzenfluh bei Sörenberg (N des Brienersees) 29. 3.

und 19. 4. 1975 (je 1); 2. Schwägalp (Säntisgebiet) 10. 7. 1964 (1); 3. Degersheim (E. Don briefl.), beide Orte N des Walensees; 4. Gegend zwischen Châtel-St-Denis und Oron-la-Ville (Kt. Waadt und Freiburg) (Ph. Vuilleumier teste P. Géroutet briefl.), neuer Beobachtungsort.

Süddeutschland: In ganz Baden-Württemberg (Rhein, Schwäbische Alb, Oberschwaben) ist noch die «normale» Gf verbreitet (Hölzinger et al. 1970). Auf einer Teststrecke von Isny bis Oberstaufen im Allgäu fand sie F. B. Ludescher (briefl.) auch noch bis Stiefenhofen und stiess dann südlich davon auf erste Mischsänger. Schubert (1973) stellte südlich einer Linie Immenstadt–Wertach–Pfronten–Füssen durchwegs die «alpine», nördlich derselben die «normale» Gf oder Mischsänger fest.

Vorarlberg: K. Weiss (briefl.) hörte auf Foramoos/Bödele bei Dornbirn «alpinen» Gesang.

3.3. Östliche Alpenausläufer, Burgenland, Donau-niederungen (Ungarn)

«Alpin»

Ausschliesslich diese Gf wurde festgestellt in den Donauauen und im Wiener Waldviertel, im Burgenland, am Bisamberg und Kahlenberg

bei Wien sowie auf der Raxalpe (H. Franke, K. Weiss, beide briefl. mit Tonbelegen, K. Mazzucco, briefl.). Die früheren Angaben für Niederösterreich (Thönen 1962, S. 130), die aufgrund der damaligen Angaben alle auf die «normale» Gf lauteten, sind also zu korrigieren. Eine Aufnahme von K. Weiss von Klausenleopoldsdorf (W Wien) weist einen relativ starken intra-elementaren Frequenzabfall auf (intermediäre Variante?). Auch in der ungarischen Donauniederung bei Szigetköz existiert nach L. Sasvari (briefl.) die «alpine» Gf.

3.4. Ehemalige Tschechoslowakei und grenznahe polnisches und ungarisches Gebiet (Karte Abb. 4)

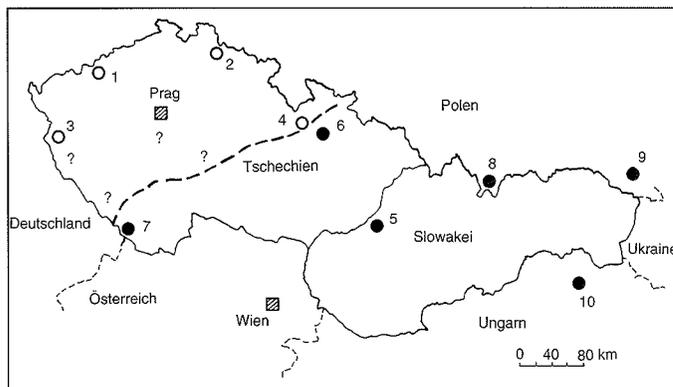
«Normal»

Nach Hudec (in Glutz & Bauer 1993) ist diese Gf hier auf das nördliche Böhmen beschränkt und u.a. im Riesengebirge – wo sie B. Geidel (briefl.) schon früher festgestellt hat –, im Erzgebirge und im nördlichen Böhmerwald (Umgebung von Tachov) nachgewiesen (Punkte 1–3). Bisher östlichster Fundort in Böhmen: Kralicky Sneznik, Sudeten (Punkt 4).

«Alpin»

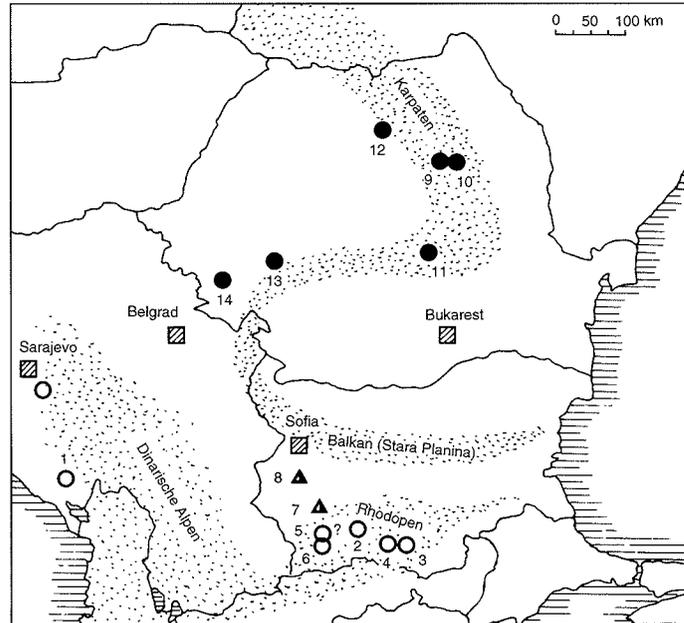
Nach Hudec (1993) im Ostteil der Tschechoslowakei überall, von den Niederungen bis zur

Abb. 4. Verbreitung der «normalen» und «alpinen» Gesangsform in der früheren Tschechoslowakei und angrenzendem polnischem bzw. ungarischem Gebiet. Kreise und Punkte = im Text speziell erwähnte Orte mit «normaler» bzw. «alpinen» Gf. Nach Hudec (in Glutz & Bauer 1993), Hudec (1993) und Einzelangaben verschiedener, im Text erwähnter Autoren. Gesangsgrenze und Ausdehnung der Mischzonen sind erst ungenau bekannt, das Gebiet östlich der gestrichelten Linie kann aber als reines Areal der «alpinen»



Gf gelten. – *Distribution of the «normal» and «alpine» song type in former Czechoslovakia and adjacent Polish and Hungarian zones. Circles and dots = points especially mentioned in the text under «normal» or «alpine» song type. After Hudec (in Glutz & Bauer 1993), Hudec (1993) and single data from several other authors mentioned in the text. The song boundary and extent of the mixed zones are still imperfectly known, but the area east of the broken line can be considered as belonging to the «alpine» song type only.*

Abb. 5. Verbreitung der Gesangsformen in SE-Europa. Kreise = «normale», Punkte = «alpine» Gf, Dreiecke = variabler Gesang. Bei Pt. 5 und 6 ist die Existenz von Mischsängern nicht auszuschließen. Der nicht numerierte Pt. bei Sarajevo wurde schon früher publiziert (Thönen 1962: 129). – *Distribution of the song types in SE-Europe.* Circles = «normal», dots = «alpine», triangles = mixed song. At pt. 5 and 6 the existence of birds with mixed song cannot be excluded. The unnumbered pt. near Sarajevo has already been published earlier (Thönen 1962: 129).



Waldgrenze in den Gebirgen verbreitet. Auch die Böhmischo-Mährischen Höhen (Pt. 5) gehören zu diesem Areal. Dicht beim östlichsten Fundort der «normalen» (s. oben) ist im Altvatergebirge (Pt. 6) an mehreren Stellen die «alpine» Gf nachgewiesen. Scharfe Grenze oder Mischzone? Im Böhmerwald scheint die Kontaktzone irgendwo zwischen Volary (Pt. 7) und Tachov (Pt. 3) zu liegen. Das hier umschriebene Areal der «alpinen» Gf deckt sich mit den Einzelangaben aus andern Quellen (Eck & Geidel 1977, Eck 1990, Mosanski teste S. Eck briefl., Königstedt 1983, Eck 1994 und briefl., St. Ernst briefl.). – *Polen:* Eck (1990 und briefl.) stellte die «alpine» Gf auch bei Zakopane (Pt. 8) und bei Ustrzyki Dolne (Ostbeskiden) fest (Pt. 9). – *Ungarn:* P. Mosimann (pers. Mitt.) hörte im ostungarischen Zemplen-Gebirge die «alpine» Gf (Pt. 10).

3.5. Balkan (Karte Abb. 5)

«Normal»

Ehemaliges Jugoslawien: 1. Lovćen-Pass bei Kotor (Montenegro) 26. 5. 1977 (3). – *Bulga-*

rien: 2. Beglik (westliche Rhodopen), terra typica von *P. m. rhodopeus*, 5. 5. 1965 (4) und 24. 4. 1990 (3); 3. Rozen-Pass (zentrale Rhodopen) 23. 4. 1990 (1); 4. Pamporovo (idem) 23. 4. 1990 (1); 5. Bansko (Piringerbirge) 6. 5. 1965 (1, aber Befund nicht gesichert weil Test wegen Gewitter undurchführbar); 6. Banderitza-Tal (Piringerbirge) (von Jordans 1940).

Mischsänger

Bulgarien: 7. Borovetz (Rila-Gebirge) 1./2. 5. 1965 (je 1 «normal» und «alpin»); 8. Vitoscha bei Sofia 3. 5. 1965 (2).

3.6. Rumänien (Karte Abb. 5)

«Alpin»

9. Lacul Rosu und Bicaz-Schlucht (Ostkarpaten) 13. 5. 1965 (4); idem 19. und 22. 4. 1973 (M. Schubert, Tonband); 10. (Bicaz-Pass) Juni 1980 (S. Eck briefl.); 11. Predeal südlich Brasov 9. 5. 1965 (14); 12. Caliman-Gebirge, (Ostkarpaten) Sommer 1974 (L. Sasvari briefl.); idem Juni 1980 (S. Eck briefl.); 13. Retezat-Gebirge (westl. Transsylvanische Al-

pen) April 1978 (L. Sasvari briefl. mit Tonbeleg, Kohl & Sasvari 1981); 14. Anina-Gebirge (Banat) Juli 1988 (St. Ernst teste S. Eck briefl.).

Die Angabe von Schlüter (in Kleinschmidt 1897), wonach die Vögel der Transsylvanischen Alpen «die Stimme der Alpenmeisen haben», besagt nicht, ob damit die Rufe oder der Gesang gemeint sind; aber sie widerspricht jedenfalls nicht den obigen Befunden.

3.7. Skandinavien

1964, 1970 und 1974 stellte ich an insgesamt 41 Stellen zwischen S-Schweden bzw. S-Norwegen und der nördlichen Waldgrenze beide Gf nebst Zwischenformen fest (Schweden 22, Norwegen 13, N-Finnland 6 Orte mit je mindestens einem Sänger). Die Gf wurde sowohl auf Vorpfeifen hin als auch spontan gewechselt, einigemal sogar mitten in einer Strophe. Das Vorkommen beider Gf wurde in Finnland auch von U. Glutz von Blotzheim (pers. Mitt.) und in Norwegen von St. Ernst (briefl.) festgestellt.

3.8. Ehemalige DDR, Polen, Estland

«Normal»

Aus der ganzen *ehemaligen DDR* ist nur die «normale» Gf bekannt geworden. Konkrete Ortsangaben: Gebiete um Dresden, Berlin und Eisenhüttenstadt, Elbsandsteingebirge, Darss (B. Geidel briefl.), Vogtland (St. Ernst briefl.), Harz (Masch 1983), Eichsfeld (Wodner 1980), Leipzig (O. Wadewitz briefl.).

Mischsänger

In *Ost-Polen* stellten Bergmann & Helb (1982 und briefl. mit Sonagrammen) bei Bialowieza (Bialystok) und ca. 40 km WSW davon bei Kleszele Gesänge fest, die als intermediäre Varianten anzusehen sind. Ihnen fiel auch die grosse Variabilität der dortigen Gesänge auf. – In *Nord-Estland* vernahm K. Mörrike (briefl.) im Mai 1944 von mehreren ♂ Strophen, die offenbar der «alpinen» Gf entsprachen, was aber das Vorkommen der «normalen» Gf bzw. von Mischsängern, das nach der geographischen Lage und dem heutigen Kenntnisstand dort zu erwarten ist, nicht ausschliesst (Aufführung daher unter Vorbehalt).

3.9. Ehemalige Sowjetunion und Mongolei (Karte Abb. 8)

«Normal»

1. Medeo bei Alma Ata (Kasachstan) 15. 6. 1985 (1) und 24. 5. 1989 (3). Herr P. Pfander, ein einheimischer Ornithologe deutscher Abstammung, erkannte die ihm vorgepfeiffene «normale» Gf sofort als die dort verbreitete, während ihm die «alpine» völlig unbekannt war. Kowschar (1976) beschreibt den Gesang der Tien-Shan-Meisen mit «tiu-tiu-tiu», was eindeutig der «normalen» Gf entspricht.

Mischsänger

2. Novosibirsk 22. 7. 1969 (6–7) 3. Irkutsk 26. 7. 1969, 2. 6. 1987 und 22. 5. 1989 (je mehrere Ex.); 4. Listvjanka (Baikalsee) 27. 7. 1969 (10), 21./22. 6. 1985 (8) und 4.–9. 6. 1987 (8–10); 5. Bratsk (Angara) 29. 7. 1969 (6) und 18.–20. 6. 1985 (7); 6. Bolsche Chechzirski-

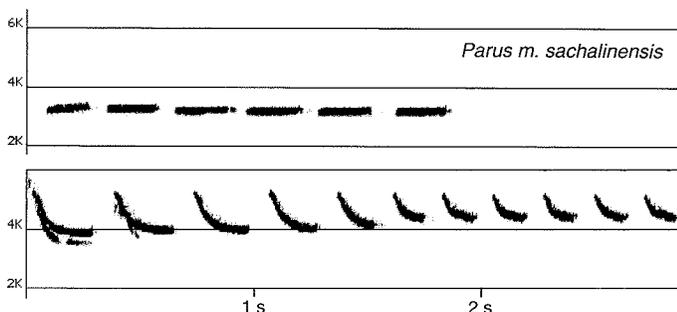
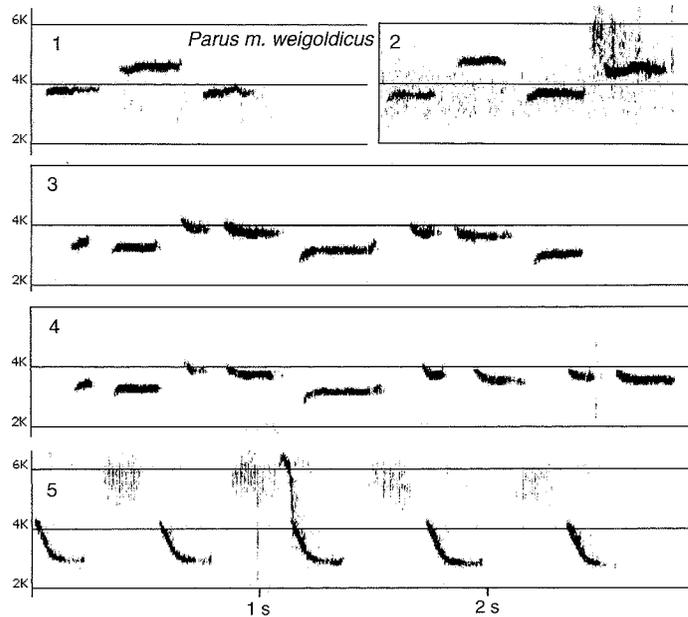


Abb. 6. «Alpiner» und «normaler» Gesang zweier benachbarter ♂ in S Sachalin (Ozersky). Aufnahmen: W. Thönen 17. 5. 1989. – «Alpine» and «normal» song of two neighbouring ♂ in S Sakhalin.

Abb. 7. Gesänge von *Parus montanus weigoldicus* in Szetschuan (China). Man beachte bei der Strophe 4 den plötzlichen Übergang von Frequenzsprüngen zu gleich hohen Elementen. Bei der Aufnahme aus Jouzhaigou (5) bestehen die hohen Elemente aus einem unreinen, gepressten Zirpen. Aufnahmen: 1–4 A. McCallum (via Borror Lab. of Bioacoustics, Columbus/Ohio, USA), 22. u. 31. 10. 1989; 5 H. Nickel (Göttingen D), 25. 3. 1988. – *Songs of Parus montanus weigoldicus in Sichuan (China)*. Note the sudden change from frequency jumps to continuous pitch in strophe 4. In the strophe from Jouzhaigou (5), the high elements consist merely of a «pressed» chirp.



Reservat südlich Chabarovsk 12./13. 6. 1987 (4) und 19./20. 5. 1989 (5); 7. Jushno Sachalinsk und Ozersky (Sachalin) 16./17. 5. 1989 (mind. 10); 8. Barnaul (ca. 100 km SSE von Novosibirsk) (St. Ernst briefl.); 9. Anadyr-Gebiet (Nordostsibirien): Portenko (1939 und briefl.) beschreibt den Gesang von *P. m. anadyrensis* mit «tyu-tyu-tyu (tü-tü-tü)», was auf beide Gf schliessen lässt.

Besondere Verhältnisse scheinen nach Ernst (1991 und briefl.) im östlichen Altai (Pt. 15) zu herrschen, wo offenbar «alpin», «normal» und «sino-japanisch» singende Mm (und entsprechende Mischsänger) vorkommen. Eine gründliche Untersuchung dürfte hier interessante Tatsachen zutage fördern. Bei seiner ersten Reise (1990) stellte Ernst eine teilweise vertikale Vikarianz fest («sino-japanische» nur in

hohen Lagen), doch ist es für ein abschliessendes Urteil noch zu früh.

Noch unklar sind m.E. auch die Gesangsverhältnisse in der Mongolei. Bei Tereldsh (Pt. 10), NE von Ulan Bator, hörte U. Zuppke (teste S. Eck briefl.) an 4–5 Stellen von je einem ♂ die «normale» Gf. Da keine Klangattrappenversuche gemacht wurden, kann die Existenz von auch «alpin» singenden Mm nicht ausgeschlossen werden; sie ist aufgrund der geographischen Lage fast zu erwarten. Deshalb führe ich diesen Beobachtungsort mit Vorbehalt unter dieser Rubrik auf.

3.10. China (Karte Abb. 8)

Sino-japanisch

Weigold (1935) hörte bei Jehol (Pt. 11) (ca. 160 km NE von Peking) von *P. m. stoetznerei* ein «schwermütiges didüh-didüh-didüh-didüh (Betonung auf der 2. Silbe)», was auf Frequenzsprünge (alternierende Tonhöhe) schliessen lässt³. H. Nickel (briefl. mit Tonbeleg) konnte bei Jouzhaigou (Szetschuan) 33°N 104°E ein anscheinend zaghaft singendes ♂ von *P. m. weigoldicus* aufnehmen (Pt. 12); Tonhöhe

³Im Originaltext von Weigold (S. 36) steht zwar «didueh-diduehdidueh...». Da jedoch auch der Lockruf nicht wie üblich mit «däh», sondern mit «daeh» wiedergegeben ist, handelt es sich offensichtlich um eine rein schreibtechnisch bedingte Wiedergabe der Umlaute ä und ü.

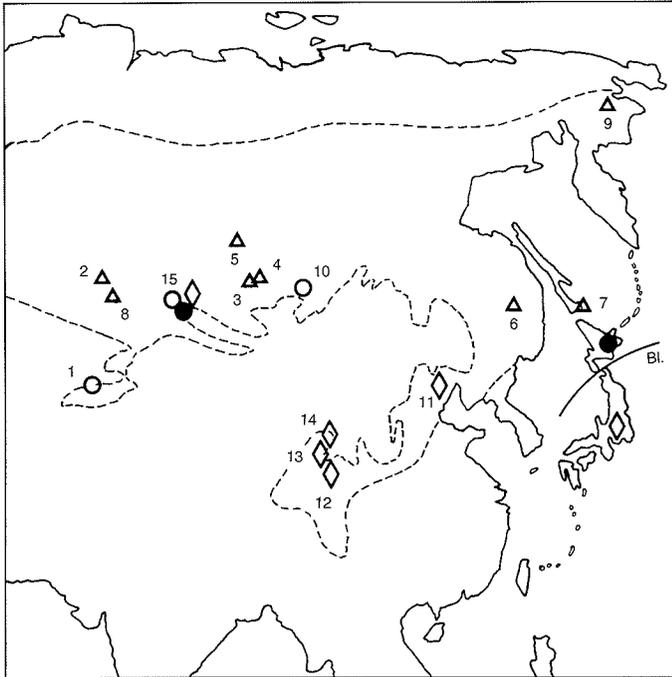


Abb. 8. Orte mit «normalem» (Kreise), «alpinem» (Punkte), «sino-japanischem» (Romben) und variablem Gesang (Dreiecke) in Asien. Die Punkte 12–14 liegen näher beisammen als hier zeigbar. Bei Pt. 10 ist variabler Gesang nicht auszuschliessen. Auch bei Pt. 1 und 15 bestehen noch Unklarheiten. Die Symbole auf Hokkaido und Hondo gelten je für die ganze Insel. Bl. = Blakiston'sche Linie; unterbrochene Linie = Verbreitungsgebiet der Art auf dem Festland. – *Localities with «normal» (circles), «alpine» (dots), «sino-japanese» (rhombs) and variable song (triangles) in Asia. Pts. 12–14 are closer together than shown on the map. At pt. 10, variable song is not yet excluded. At pt. 1 and 15, the situation is not yet quite clear neither. The symbols on Hokkaido and Hondo are valid for the entire islands. Bl. = Blakiston's line, dashed line = distribution area of the species on the mainland.*

alternierend, aber Elemente für eine Mm recht unrein (Abb. 7). Ebenfalls aus Szetschuan stammen drei mir durch das Borror Laboratory of Bioacoustics, Columbia/Ohio, zur Verfügung gestellte Aufnahmen von A. McCallum vom Herbst 1989: Hungyuan, 33.04 °N 102.48 °E (Pt. 13) und Songpan 33.10 °N 103.43 °E (Pt. 14). Die Strophen lassen sich etwa mit «di-düh-didüh-didüh» und «dühdi-dühdi-dühdi» (also 1. Ton tiefer) und eine dritte, doppelsilbige Version mit «düdüh-didih-düh» umschreiben (Abb. 7). Auch diese Aufnahmen betreffen *P. m. weigoldicus*. Von *P. m. affinis* gibt es zwar eine Stimmbeschreibung von Beick (in Stresemann et al. 1937), doch ist nicht klar, ob sie Rufe oder den Gesang betrifft. Im letzteren Fall würde das «tsü, tsii, tsii oder zuweilen tiefer dsü, dsii, dsü» am ehesten auf alternierenden Gesang hindeuten.

3.11. Japan

Sino-japanisch

Auf diesen von der «normalen» und «alpinen»

Gf stark abweichenden Gesang habe ich aufgrund einer von der Japan Broadcasting Corporation, Tokyo, erhaltenen Tonaufnahme schon früher hingewiesen (Thönen 1970). Er ist heute auf diversen Schallplatten oder Kassetten zu hören, z.B. «Japanese Bird Songs», VICTOR LV 520 vol. 2, oder «Wild birds living in Nature of Japan» von T. Kabaya) und liegt mir auch in Kopien aus dem Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca N.Y., vor (Abb. 12, S. 19).

«Alpin»

Akan Nationalpark, Hokkaido 2. 6. 1991 (3) und Nemuro, Ost-Hokkaido 3./4. 6. 1991 (mind. 4). Nach Auskunft der auf Hokkaido wohnenden Ornithologen Prof. Dr. Y. Fujimaki und T. Matsuo, die mich auf den Exkursionen führten, kommt auf Hokkaido nur diese Gf vor (Abb. 8 und 12). Auch die mir von T. Kabaya zugesandte Tonaufnahme aus Hokkaido enthält nur die «alpinen» Gf.

4. Das Gesamtverbreitungsbild der Gesangsformen (Karte Abb. 9)

Trotz verschiedener Lücken zeichnet sich die Verbreitung der Gf heute in groben Zügen, stellenweise sogar genau ab. Zu diesen Lücken gehören die Vorkommen in den Abruzzen und im nördlichen Appennin (Italien) (Gugg 1956, Brichetti 1976, Carere et al. 1987), die von Erard & Salomon (1985) entdeckte kleine Population in den französischen Westpyrenäen sowie die Balkankette (Stara Planina) in Bulgarien, wo ich 1990 auf einer freilich kurzen Suchfahrt (Schipka- und Trojan-Pass) überhaupt keine Mm fand, und von wo bisher auch keine Informationen erhältlich waren. Störend ist

schliesslich das Fehlen von Befunden von der Kamtschatka-Halbinsel (ehemalige Sowjetunion), da dort ein eiszeitliches Waldrefugium existiert hat (de Lattin 1967) und somit eine einsprachige Population wie in Europa und auf Hokkaido denkbar wäre.

Die «normale» Gf umfasst das ganze west- und mitteleuropäische Artareal ohne Skandinavien und Alpen. In Böhmen reicht sie südwärts bis etwa zum 50. Breitengrad. Irgendwo in Polen muss sich der Übergang zum östlich anschliessenden «zweisprachigen» Gebiet vollziehen, da in Ostpolen bereits Mischsänger leben (S. 8). Von diesem geschlossenen Areal völlig getrennt durch dasjenige der «alpinen» Gf finden wir sie wieder im südlichen Balkan,

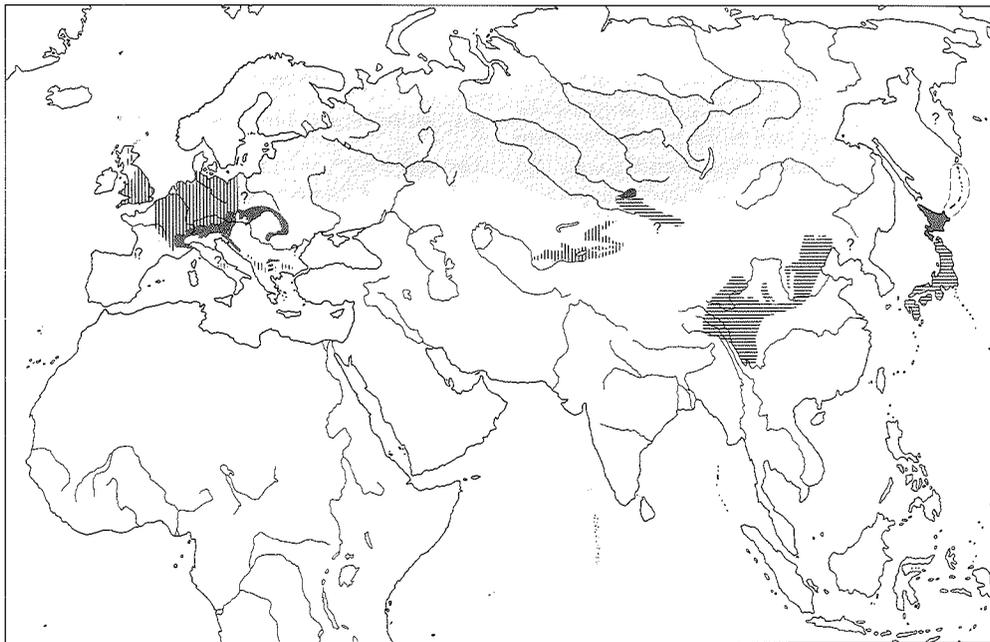


Abb. 9. Brutgebiet von *Parus montanus* mit den Arealen der geographischen Gesangsformen. Senkrecht schraffiert = «normale», schwarz = «alpine», horizontal schraffiert = «sino-japanische» Gf, grau = variabler Gesang. Aus Glutz & Bauer (1993), mit Genehmigung des Herausgebers. Im Altai und Tien Shan sind inzwischen Unklarheiten aufgetaucht. Anmerkung: Durch die neue Publikation von Martens et al. (1995) ist obige Darstellung hinsichtlich Asien bereits überholt, indem nun feststeht, dass in Kamtschatka die «alpine» Gf verbreitet ist. Die Verhältnisse in China können dagegen noch nicht als endgültig geklärt gelten. – *Breeding range of Parus montanus with the areas of the geographical song types. From Glutz & Bauer (1993), with the editor's authorization. In the Altai and Tien Shan the situation has since proved to be more complex. Vertical hatching = «normal», black = «alpine», horizontal hatching = «sino-japanese» song type, grey = variable song. Note: Based on the recent paper by Martens et al. (1995), this map is already out of date as far as Asia is concerned, since the «alpine» ST is now documented for Kamtschatka. The situation in China, however, still needs further investigation.*

wo sie spätestens von Sarajevo an südwärts bis in die Rhodopen verbreitet scheint. Da in NW-Bulgarien ein Mischgebiet von noch unbekannter Ausdehnung existiert (S. 7), ist dieses Areal vielleicht nicht zusammenhängend. Weit entfernt von Europa existiert im Tien Shan (Kasachstan) eine anscheinend völlig isolierte Population mit dieser Gf, wobei vorläufig offen bleibt, ob sie auch den chinesischen Teil dieses Gebirges umfasst (s. aber Fussnote 9, S. 16).

Die «alpine» Gf nimmt das ganze Alpengebiet – jedoch nicht den Jura! – ein, reicht im Osten mit einem Ausläufer über die Julischen Alpen bis ins Kleine Kapela-Gebirge (Dorka 1977) und zu den Plitvicer Seen (Géroudet, in Thönen 1962) und mit einem andern von den niederösterreichischen Kalkalpen nach NW in den Böhmerwald hinauf (S. 7). In beiden Fällen ist das Ende dieser Ausläufer noch nicht genau ermittelt. Nach E hin setzt sich die «alpine» Gf über die österreichisch-ungarischen Donauniederungen und Böhmisches-Mährischen Höhen in die slowakischen Tatra-Gebirge und von hier durch den ganzen Karpatenbogen bis in die Nähe des Eisernen Tors (Retezat- und Anina-Gebirge) fort. Da die Balkankette die natürliche Fortsetzung des Karpatenbogens bildet, würde man auch dort am ehesten die «alpine» Gf erwarten, aber Überraschungen sind nicht auszuschliessen. Der Bericht von Ernst (1991), der im Altai nur «alpin» und «sino-japanisch», aber nicht «normal» singende Mm beobachtet hatte (was auch im Handbuch Bd. 13 von Glutz & Bauer 1993 Eingang gefunden hat) muss aufgrund seiner neuesten Beobachtungen (St. Ernst briefl.) dahingehend korrigiert werden, dass doch auch die «normale» Gf vorkommt, so dass man nicht von einem inselartigen Vorkommen der «alpinen» Gf (z.T. in Sympatrie mit der «sino-japanischen») sprechen kann.

Die «sino-japanische» Gf umfasst die Mm Japans ohne Hokkaido (und wohl auch ohne die Mm auf der benachbarten Kurileninsel Kunaschir), sowie – nach den heutigen, noch spärlichen Kenntnissen – die chinesischen Rassen *stoetzeri* (Jehol) und *weigoldicus* (Szet-schuan). Von *affinis* gibt es ausser der allzu vagen Stimmbeschreibung von Beick (S. 10) kei-

ne Angaben. Nachdem jedoch Ernst (1991) diese Gf auch im grenznahen russischen Altai festgestellt hat (s. oben), besteht guter Grund zur Annahme, dass auch *affinis* sie besitzt. Dessen Areal reicht zwar längst nicht so weit nach N, die «sino-japanischen» Sänger im Altai sind also von den übrigen «Chinesen» völlig isoliert. Das legt natürlich den Gedanken an ein ehemals zusammenhängendes Verbreitungsgebiet der Mm in China nahe.

Der weitaus grösste Teil des gesamten Artareals, nämlich der ganze Taigagürtel von Norwegen über Finnland bis Nordostasien einschliesslich Sachalin und bis zum Beringmeer (Portenko 1939), wird von «zweisprachigen» Mm bewohnt. Solche leben andererseits auch in schmalen Zonen in den Kontaktgebieten zwischen «normaler» und «alpiner» Gf in Europa.

5. Diskussion der neuen Befunde

5.1. Schweiz und süddeutsche Alpenrandzone

Das seit 1962 von mir und andern Beobachtern gesammelte Material hat mit Ausnahme der Erweiterung zweier bekannter und der Entdeckung einer neuen Mischzone keine Änderung des damaligen Verbreitungsbildes gebracht. Insbesondere ist seither weder von mir noch von andern mit den beiden Gf gut vertrauten Beobachtern jemals im Jura die «alpine» Gf vernommen worden. Die Angabe von Amann (1954) über ein oder zwei «alpin» singende Mm im Neuenburger Jura, damals von mir noch als möglicher Ausnahmefall bewertet, erscheint daher heute fraglich. In der süddeutschen Alpenrandzone zwischen Bodensee und Füssen ist jetzt die Grenze, südlich welcher nur noch die «alpine» Gf vorkommt, ziemlich genau bekannt (S. 6).

5.2. Südostfrankreich und Jura (Karte Abb. 3)

In Südostfrankreich treffen die morphologisch und gesanglich stark divergierenden Rassen *rhenanus* und *montanus* aufeinander (Lebreton 1977), zugleich aber auch die Alpen und das Juragebirge mit seiner nomenklatorisch umstrittenen Population. Es überrascht daher nicht, dass die Mm dieser Gegend, speziell Sa-

voyens, etliche Verwirrung gestiftet haben. Westlich einer Linie Grenoble–Montmélian–Lac du Bourget–Bellegarde singen die Mm «normal», östlich des Isère-Tals von Grenoble bis zur Mündung des Arc sowie weiter nördlich bei Mégève und am Col des Aravis «alpin». Das Isère-Tal zwischen Grenoble und Montmélian bildet also eine scharfe Grenze. Dagegen ist das Gebiet zwischen dem Lac du Bourget, dem Lac d'Annecy und den Städten Albertville und Montmélian aufgrund des Mischsängers vom Mont Revard (Pt. 15) als Mischgebiet von vorerst unbekannter, vielleicht viel geringerer Ausdehnung zu betrachten. Weitere solche sind auch anderswo denkbar. Wegen der oben erwähnten Streitfragen konzentrierte ich mich jedoch auf das engere Kontaktgebiet Jura/Alpen⁴.

Von hier, genauer: von der Chaîne de l'Épine (Pt. 1) und deren Ostfuss bei St. Jean-de-Couz hat nämlich Bailly (1854) eine Mm-Form beschrieben, die er ausdrücklich als kleinere Rasse («une race d'individus à dimensions plus petites que ceux des types de l'espèce») der von ihm damals «*Parus alpestris*» genannten Mm Savoyens bezeichnete. Sie sei nur in den mittleren, nicht in den höheren Lagen anzutreffen. Wenn auch damals der Begriff «Rasse» noch sehr unklar definiert war – sogar über den systematischen Status der verschiedenen Graumeisenformen herrschte ja zu jener Zeit noch manchenorts Unklarheit – so geht doch aus Bailly's Text hervor, dass er ihn in einem Sinn verwendete, der dem heutigen etwa entspricht. Nur war es mit der damals gültigen binären Nomenklatur nicht möglich, dies wie heute mit einem dritten Namen auszudrücken.

Später, nach Einführung der ternären Nomenklatur, zählte Hartert (1910) alle Mm der Alpen einschliesslich ganz Savoyens zur Al-

penrasse *montanus*. Die Vögel des französischen und schweizerischen Juras erwähnte er gar nicht, obwohl deren Existenz schon bekannt war (Studer & Fatio 1907). Auch Stresemann & Sachtleben (1920) schlugen die Mm Savoyens und des ganzen Juras, diesen ausdrücklich erwähnend, zu *montanus*. Laut ihrer Liste der untersuchten Bälge (S. 260–266 und 268) haben sie aber gar keine aus dem Jura gesehen, ihren Entscheid also wohl nur auf Grund geographischer Erwägungen getroffen. Später übergangen Hartert & Steinbacher (1938, Ergänzungsband) die Vögel des Juras, wie übrigens auch die *rhenanus*-Populationen des westschweizerischen Flachlandes, erneut mit Schweigen, d.h. zählten sie kommentarlos zu *montanus* mit der Feststellung, «dass wir die Weidenmeisen von der Schweiz bis nach Krain nach wie vor *P. a. montanus* nennen». Dabei hatte Hartert zwei ihm 1929 von O. Meylan zugesandte, frische Stücke aus dem Westschweizer Jura nicht als *montanus*, sondern als *salicarius* taxiert (Jouard 1936, Fussnote S. 439) und seine spätere Meinungsänderung meines Wissens nirgends begründet. Ob Vaurie (1957, 1959), der, wie übrigens auch Snow (1957), die Jura-Vögel ebenfalls unter *montanus* aufführt, Bälge aus dem Jura geprüft hat, bleibt unbekannt⁵. Dagegen steht fest, dass von Burg (1925) und Jouard (1936) solche untersucht haben, letzterer auch einige aus Savoyen⁶. Keiner ordnete sie *montanus* zu. Jouard (1936) nannte sie *P. a. alpestris* Bailly

⁴Geologische «Nahtstelle» zwischen Jura und Alpen ist das kleine Tal der Hière SSW von Chambéry: die westlich davon in Süd-Nord-Richtung verlaufende Bergkette Chaîne de l'Épine–Mont du Chat gehört geologisch zum Jura, das Massiv der Grande Chartreuse zwischen Chambéry und Grenoble dagegen schon zu den Alpen (Favre & Jeannet 1934). Die geologische Zugehörigkeit der Chaîne de l'Épine zum Jura spielte bei der Benennung der Jura-Population eine wichtige Rolle (s. S. 14).

⁵Brief Dr. Ch. Vaurie vom 27. 11. 1968. «... All I can say is that I tried to examine material from all regions where the populations might be distinct, and that I did not accept or reject any form without specimens. In the very few instances where this proved to be impossible, I stated explicitly that I had not examined the form concerned.» Die Frage ist allenfalls, ob die Mm des Schweizer Juras, von Hartert und Stresemann & Sachtleben schon übereinstimmend zu *montanus* gestellt, wegen ihres im Vergleich zum ganzen Verbreitungsareal winzigen Verbreitungsgebiets von Vaurie als «quantité négligeable» nicht nochmals einer Prüfung unterzogen wurden, was allerdings bei seiner Gründlichkeit überraschen würde.

⁶Wenn auch von Burg in der Fachwelt wenig Vertrauen geniesst, so wird doch sein Urteil im vorliegenden Fall, jedenfalls was die Nichtzugehörigkeit zu

1852 mit der spitzfindigen, aber geologisch zu treffenden Begründung (s. S. 13), ihr Typenfundort, die Chaîne de l'Épine (Pt. 1), gehöre zum Jura, folglich müsse dieser Name nach dem Prioritätsprinzip paradoxerweise auf die Mm des (ganzen) Juras angewendet werden. Später schrieb er jedoch, man könnte sie eventuell zu *salicarius* zählen (Jouard 1941).

Die Gesangsbefunde stützen nun die Ansicht, dass die Jura-Mm nicht zu *montanus* gehören. Damit taucht aber ein neues Problem auf. Vaurie (briefl.) lehnt für die Vögel des Juras den Namen *alpestris* ab, weil ihre Identität mit jenen Savoyens, auf die sich Jouard berief, nicht erwiesen sei⁷. Folgende Überlegung gibt ihm recht. Die Mm des Juras, etwa von der Höhe Genfs an nordwärts, sind beidseitig, im W wie im schweizerischen Flachland zwischen Jura und Alpen, von *rhenanus*-Populationen flankiert. Sie können also mit *montanus* nicht in direkten Kontakt kommen und somit keine Mischlinge *rhenanus* × *montanus* sein (da sie sonst wohl auch zweisprachig wären). Südlich dieser Grenze jedoch, wo die zwei Rassen sich direkt begegnen können, sind Mischlinge zumindest gebietsweise zu erwarten, und der Mischsänger vom Mont Revard (Pt. 15) – nach weiteren wurde nicht mehr gesucht – bestätigt diese bereits früher geäußerte Vermutung (Jouard 1936, Thönen 1962). In diesem Gebiet zwischen Rhone und Isère muss sich der Übergang vom kleinen, braunen *rhenanus* der Rhone- und Saôneniederungen («normale» Gf) zum grossen, hellen *montanus* der Savoyer Hochalpen («alpine» Gf) vollziehen. Es ist daher nur natürlich, dass Bailly in der Umgebung von Chambéry intermediäre Stücke fand. Wo die Grössenzunahme bzw. die zu erwartende

erhöhte Variabilität einsetzt, kann erst eine gezielte Untersuchung zeigen, denn das von Jouard geprüfte Material ist zu klein. Immerhin könnte schon eine genaue Kartierung der beiden Gf und der Mischsänger erste Anhaltspunkte liefern.

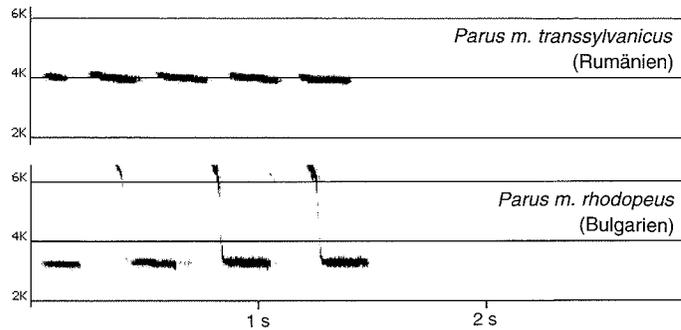
Nachdem sowohl Jouard (1941) als auch Vaurie (s. Fussnote 7) eine Zuordnung der Jura-Mm zu *salicarius* als mögliche Lösung bezeichnet haben und auch der Gesang gegen den Verbleib bei *montanus* spricht, wäre es vernünftig, diesen Schritt zu vollziehen. Allerdings erhielte das Areal von *salicarius* dadurch ein langes, schmales «Anhängsel» von Süddeutschland zwischen den französischen und schweizerischen *rhenanus*-Populationen hindurch bis etwa zum unteren Ende des Genfersees oder noch weiter (Rhone-Durchbruch bei Bellegarde, oder Culoz?). Trotz dieses etwas grotesken Verbreitungsbildes – man hat sich aber bisher am nicht weniger grotesken, von Savoyen aus in umgekehrter Richtung verlaufenden *montanus*-Anhängsel auch nicht gestört – scheint mir diese Lösung jedenfalls besser als der bisherige Zustand. In den Höhenzügen südlich der erwähnten, hypothetischen Grenzlinie ist dagegen mit Mischlingen (oder gebietsweise auch reinblütigen Übergangsformen?) zwischen *rhenanus* und *montanus* zu rechnen.

Als Nebenprodukt der oben dargelegten neuen Erkenntnisse ergibt sich, dass Bailly's Hinweis auf die Existenz kleinerer Mm in den mittleren Lagen um Chambéry (Bailly 1854) nicht auf einer falschen Auslegung der individuellen Variation innerhalb derselben Rasse beruhte, wie ihm vorgeworfen worden ist (Stresemann & Sachtleben 1920). Denn seine Aussage hat den ihm unterstellten, falschen Sinn erst dadurch erhalten, dass man – viel später! – kurzerhand alle Mm Savoyens zur Rasse *montanus* schlug, was nach den Gesangsbefunden nicht richtig war. Bailly hat zweifellos recht gesehen: in diesem südostfranzösischen Kontaktgebiet zwischen *rhenanus* und *montanus* haben wir es mit der gleichen Situation zu tun, wie sie gerade Stresemann & Sachtleben (1920) selber auch in Südbayern festgestellt haben, wo *salicarius* und *montanus* zusammentreffen. Die Existenz morphologisch zwischen *rhenanus* und *montanus* stehender

montanus betrifft, auch von Jouard geteilt, der gerade für seine Akribie und Gründlichkeit bekannt ist. Ein Makel bleibt freilich, dass der grösste Teil von von Burgs Sammlung heute unauffindbar ist und seine Angaben daher nicht mehr nachprüfbar sind.

⁷Brief Dr. Ch. Vaurie vom 7. 1. 1963: «I note with interest that you found that the population of the Jura should be referred to *salicarius*. You may be quite correct, but I would hesitate to call them *alpestris*, as it does not follow that the birds of the Jura and Savoie are identical.»

Abb. 10. «Alpiner» Gesang aus den rumänischen Ostkarpaten (Lacul Rosu, 13. 5. 1965) und «normale» Gf aus den bulgarischen Rhodopen (Beglik, 24. 4. 1990). – «Alpine» song from the eastern Carpathians (Lacul Rosu) in Rumania and «normal» song from the Rhodopes (Beglik).



Mm im Gebiet zwischen Rhone- und Isère-Tal ist daher nicht nur möglich, sondern geradezu zu erwarten.

5.3. Skandinavien

Von den Literatur- oder persönlichen Angaben aus Skandinavien, welche mir seinerzeit zur Verfügung standen, wies keine auf zweisprachige Vögel hin. Ausgerechnet eine Literaturstelle aber, die mich hätte warnen müssen (Thompson, in Witherby et al. 1949, S. 268), hatte ich übersehen, was mir Müller (1963) mit Recht angekreidet hat. Daher zählte ich ganz Fennoskandien mit Ausnahme Südfinnlands, wo vor mir schon Hortling (1921) beide Gf festgestellt hatte, zum Gebiet der «normalen» Gf. Entgegen der Meinung Müllers (1963) durfte aus Hortlings Angaben nicht geschlossen werden, diese bezögen sich nicht nur auf Süd-, sondern auf ganz Finnland. Denn Hortling beginnt seinen Artikel mit den Worten «Meine Beobachtungen sind im Kirchspiel Sjundeä (Südfinnland) gemacht» und sagt nirgends, das dort Festgestellte gelte für ganz Finnland. Das Kirchspiel Sjundeä umfasst 243,5 km² (I. Koivisto briefl.). Nach den neuen Feststellungen (S. 8) steht nunmehr fest, dass in ganz Fennoskandien beide Gf und alle möglichen Zwischenformen gesungen werden.

5.4. Südosteuropa (Ex-Jugoslawien als Einheit behandelt) (Karte Abb. 5)

Mangels Angaben für Südostjugoslawien und das Balkangebirge ist noch keine Gesamtübersicht über die Verhältnisse in Südosteuropa

möglich. Aber schon jetzt zeichnet sich in groben Zügen das nachgerade «klassische» Bild zweier getrennter Areale mit verschiedener Gf – «normal» in Südjugoslawien und den Rhodopen, «alpin» in den Karpaten und Nordjugoslawien – und einer dazwischen liegenden Mischzone ab. Analog zur Situation in Mitteleuropa würde man nun erwarten, dass sich auch hier die beiden Gesangspopulationen morphologisch deutlich unterscheiden. Sie werden jedoch sehr verschieden beurteilt.

Nach Hartert & Steinbacher (1934) können «Stücke, die wir aus Bulgarien gesehen haben und die besonders bräunlich gefärbt und klein sind», nicht mehr zur Karpatenrasse *transsylvanicus* (terra typica: Türkös bei Kronstadt, heute Brasov, Rumänien) gezählt werden. 1935 sammelten Harrison & Pateff (1937) bei Beglik in den Rhodopen (Pt. 2 auf der Karte) fünf Exemplare, fanden diese Ansicht bestätigt und nannten die Form *P. a. rhodopeus*. Ihnen stimmte später auch von Jordans (1940) zu, der 15 bulgarische Bälge (wovon 5 aus den Rhodopen) mit solchen mehrerer europäischer Rassen verglichen hatte. Schliesslich fordert auch Eck (1979, 1990) vor allem wegen ihrer auffällig braunen Färbung eine Anerkennung der Rasse *rhodopeus*, die er allerdings wegen ihrer Grösse und Proportionen mit dem Vermerk «Alpenmeise?» versieht⁸. Demgegenüber kam Frank (1938) aufgrund pigmentanalytischer Untersu-

⁸Eck bezieht den Begriff «Alpenmeise» nicht nur auf *montanus*, sondern fasst darunter jene Formen zusammen, welche sich durch das gemeinsame Merkmal relativer Kurzschwanzigkeit und erheblicher Grösse auszeichnen.

chungen zum Schluss, dass man alle Balkanvögel der gleichen Subspezies, nämlich *transsylvanicus*, zuordnen müsste. Vaurie (1959) hat das getan, und Snow (1957) geht sogar noch weiter, indem er *rhodopeus* und *transsylvanicus* zu *montanus* zählt.

Wir haben hier den alten Streit zwischen «Raffern» und «Splitterern». Ich kann daher nur sagen, dass die Mm des südlichen Balkans nach ihrem Gesang ebensowenig mit jenen der Karpaten vereinigt werden können wie die Juravögel mit jenen der Alpen. Die Konstellation ist im Prinzip dieselbe wie am Alpennordrand und in Savoyen; das Gesangsmischgebiet in Westbulgarien deutet wie dort auf sekundären Kontakt zweier Populationen ungleicher Herkunft hin. Dem braucht die Tatsache nicht zu widersprechen, dass sich die Rhodopen- von den Karpatenvögeln offenbar in der Grösse nicht so stark unterscheiden wie *salicarius* oder *rhenanus* von *montanus*. Denn diese zwei Rassen sind Flachlandformen, die Mm der Rhodopen und des Südbalkans überhaupt dagegen Gebirgsbewohner wie jene der Karpaten, und solche tendieren allgemein zu bedeutenderer Grösse. Gerade bei einer morphologisch so plastischen Art wie *Parus montanus* können die äusseren Spuren früherer verbreitungsgeschichtlicher Vorgänge durch Anpassung an die lokalen Lebensbedingungen verwischt werden und so bei rein morphologischer Betrachtungsweise dem Bearbeiter entgehen. Wenn aber Subspeziesnamen nicht nur äussere Übereinstimmung, sondern auch genetische Verwandtschaft ausdrücken sollen, dann können die Mm der Rhodopen nicht mit jenen der Karpaten zusammengeworfen werden, ihre Abtrennung als *rhodopeus* scheint mir daher berechtigt. Dagegen spräche – rein vom Gesange her – nichts gegen eine Zusammenlegung von *transsylvanicus* mit *montanus*. Noch unklar ist die genaue Verbreitung von *rhodopeus* und der zweisprachigen Population in Westbulgarien. Ganz generell schiene mir eine Neuüberprüfung des südosteuropäischen Balgmaterials unter Einbeziehung der zumindest südlichen Karpaten (Transsylvanischen Alpen) wünschenswert. Dabei müsste aber genau zwischen den einzelnen Herkunftsorten unterschieden werden, da bereits ein grosses Tal

oder sonstiges für die Art effektiv wirksames Hindernis als Grenze in Frage kommen kann.

5.5. Ehemalige Sowjetunion (Karte Abb. 8)

Das vermeintlich in Skandinavien auf Südfinnland beschränkte Vorkommen von Mischsängern (Thönen 1962: 161) deutete ich damals als Hinweis auf eine dort existierende Mischzone, an die folglich im E ein Gebiet mit «alpinen» Gf anschliessen müsste. Wie sich jedoch gezeigt hat, singen nicht nur alle Mm Skandinaviens, sondern auch jene ganz Sibiriens (sofern man aufgrund weniger Prüfpunkte in diesem riesigen Areal von «ganz» sprechen kann) einschliesslich jener Sachalins zweisprachig. Allerdings liegen alle meine Prüfpunkte in der südlichen Hälfte des z.T. bis zum 70. Breitengrad hinauf reichenden Artareals (Abb. 8, S. 10). Der nördlichste (Bratsk, Pt. 5) liegt bei 56°20' N. Nach Portenko (1939) scheinen aber auch die Mm im Anadyrbecken (ca. 65 °N) beide Gf zu singen (S. 9). Ebenso stellte ich 1964 bei Karigasniemi in Finnisch Lappland (ca. 69°30' N), also hart an der Nordgrenze des Artareals in Skandinavien, beide Gf fest. Man kann somit davon ausgehen, dass im gesamten eurasischen Taigagürtel von Norwegen bis zum Beringmeer einschliesslich der Insel Sachalin zweisprachige Mm leben. (Von Kamtschatka ist mir der Mm-Gesang nicht bekannt.) Von dieser Taiga-Population heben sich am Südrand Sibiriens die Mm des Tien Shan mit ihrer nach meinen Beobachtungen⁹ nur «normalen» Gf auffällig ab. Der systematische Status dieser Vögel – «Dsungar-Meisen», wie die russischen Ornithologen sie nennen – ist umstritten. Dementiev et al. (1954), Peters (1967), Howard & Moore (1980), Etchécopar & Hüe (1982), Flint et al. (1984) und Cheng (1987) behandeln sie als Rasse (*songarus*) von *Parus montanus*, während Portenko (1954), Iwanow

⁹Nach einer Mitteilung von Herrn Prof. Dr. J. Martens (briefl.) gibt es aber auch eine Tonaufnahme aus dem Tien Shan, wonach die dortigen Mm «sibirisch», also zweisprachig singen. Gezielte Nachforschungen werden hoffentlich bald Klarheit bringen, wobei – einmal mehr – auf den genauen Beobachtungsort zu achten sein wird.

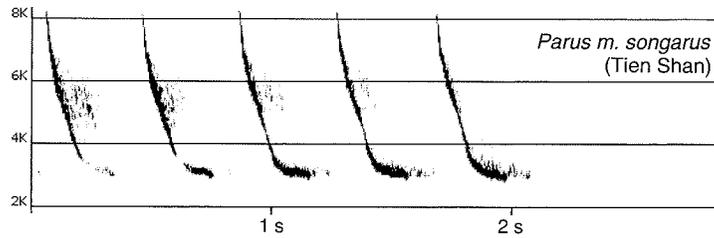


Abb. 11. Gesang von *Parus montanus songarus* bei Medeo S von Alma Ata (Kasachstan). Im gleichen Gebiet wurde seither auch die «alpine» Gf nachgewiesen (Martens et al. 1995). Auffallend ist der bis über 8 kHz hinauf reichende Frequenzumfang der Elemente. Aufnahmen W. Thönen 24. 5. 1989. – *Song of Parus montanus songarus near Medeo, S of Alma Ata (Kasakhstan)*. Meanwhile, the «alpine»ST too has been proved to exist in this area (Martens et al. 1995). Note the great frequency range of the elements, extending to over 8 kHz.

(1976), Jefremow (1976), Loskot (1977) und Stepanyan (1978) (alle zit. in Eck 1980) sie als Rasse einer separaten Art, *Parus songarus* Severtzov 1872 betrachten. Vaurie (1957, 1959) fasst sie mit den chinesischen Formen *weigoldicus*, *affinis* und *stoetzneri* als Untergruppe von *Parus montanus* («*songarus*-Gruppe») zusammen, fügt jedoch hinzu: «This group may represent a separate species». Auch Voous (1980) sagt, die Konspezifität mit *P. montanus*, unter dessen Namen er sie zwar noch aufführt, sei nicht bewiesen. In neuester Zeit hat Stepanyan (1990) sie wiederum als separate Spezies *Parus songarus* bezeichnet.

Meine Beobachtungen südlich von Alma Ata (Stimme, Verhalten, allgemeiner Habitus) sprechen für die Zugehörigkeit zu *Parus montanus*. Bei der ersten Begegnung (19. 7. 1969) vernahm ich zwar keinen Gesang, wohl aber die «däh»-Rufe, das «didedä» bettelnder Junger, Schrecklaute sowie Kontakt- und Anschlussrufe «sit» und «ziet» (Thönen 1962: 109) – alles genau wie bei *Parus montanus*¹⁰. Am 15. 6. 1985 konnte ich ein ♂ aus der Ferne singen hören («normal»), später ein Pärchen bei der bodennahen Nahrungssuche und kurz darauf beim Hassen auf eine von mir (mitten am Tage!) herbeigelockte Zwergohreule *Otus scops* beobachten. In der gleichen Gegend hörte ich am 24. 5. 1989 ein ♂ in einiger Entfernung singen und konnte später zwei andere ♂

¹⁰1969 war das Mitnehmen eines Tonbandgerätes in die UdSSR noch verboten, so dass keine Tonaufnahmen möglich waren.

aus der Nähe beobachten, ihren Gesang aufnehmen und ihre Reaktion auf die «alpine» Gf prüfen. Auf diese zeigten die beiden ziemlich nahe beieinander singenden ♂ keine Reaktion, sondern führten ihr Gesangsduell an Ort und Stelle weiter. Sobald ich zur «normalen» Gf übergang, flogen beide zugleich auf näher bei mir stehende Bäume und sangen höchst erregt. Eines folgte mir auch nach, als ich für die Tonaufnahme eine günstigere Stelle im sehr steilen Gelände aufgesucht hatte und dort erneut pffif. Meine Beobachtungen decken sich mit der Aussage des lokalen Exkursionsleiters wie auch mit der Gesangsbeschreibung von Kowtschar (S. 8).

Russische Autoren sollen seinerzeit die Ansicht geäußert haben, die Vertreter der «*songarus*-Gruppe» seien eher der Lapplandmeise *Parus cinctus* zuzuordnen, da die Dsungar-Meise *P. m. songarus* «die gleiche Stimme» wie diese habe (Stresemann, in Vaurie 1959). Nachdem heute von *P. cinctus* käufliche Tonaufnahmen (z.B. Palmer & Boswall 1975, Roché 1986, Mild 1987) und publizierte Sonogramme (z.B. Haftorn 1973, Bergmann & Helb 1982) zur Verfügung stehen und mit vorliegender Arbeit auch die Gesänge von *songarus* und *weigoldicus* als Vertreter der *songarus*-Gruppe vorgestellt worden sind (Abb. 7, 11), dürfte diese Ansicht endgültig widerlegt sein. Wie Haftorn (1973) hervorhebt, fehlt der Lapplandmeise, wie übrigens auch dem ihr nah verwandten nordamerikanischen *Parus hudsonicus* (McLaren 1976) ein weittragender Reviergesang aus reinen Pfeiftönen. Ein solcher ist

aber für alle Rassen von *Parus montanus* kennzeichnend; einzig für *affinis* fehlt noch der Beweis (Tonaufnahme). Auch in der Nistweise stimmt die Dsungar-Meise nicht mit *P. cinctus*, sondern mit *P. montanus* überein. Von 15 durch Kowschar (1976) gefundenen Nestern befanden sich 13 in selbstgezimmerter Höhlen, eines in einer alten Höhle des Dreizehenspechts *Picoides tridactylus* und eines in einem natürlichen Baumloch. *P. cinctus* dagegen benützt in der Regel schon vorhandene, natürliche oder von Spechten verlassene Höhlen (Dementiev et al. 1954, Haftorn 1973, Saari et al. 1994). Aus all diesen Tatsachen kann man schliessen, dass die Dsungar-Meise weder eine Form der Lapplandmeise *Parus cinctus*, noch mit den chinesischen Formen *affinis*, *stoetzneri* und *weigoldicus* eine eigene Art, *Parus songarus*, darstellt, sondern eine Subspezies von *Parus montanus* ist und folglich *Parus montanus songarus* Severtzov 1872 heissen muss.

Vorläufig schwer zu interpretieren ist die Situation im Altai, wo Ernst (1991) von der Talsohle bis zur Waldgrenze hinauf «alpin», oberhalb 1350–1500 m jedoch neben diesen auch «sino-japanisch» singende ♂ hörte. Bei einem späteren Besuch vernahm er jedoch auch «Normalgesang». Erst weitere Untersuchungen werden zeigen, ob sich die vertikale Verbreitung der Gf bestätigt und ob alle Gf bei allen ♂ gleich starke Reaktionen auslösen. Hier harret eine der spannendsten Fragen der neueren Mönchsmeisen-Forschung ihrer Lösung.

5.6. China

Trotz seiner Spärlichkeit zeigt das heute vorliegende Material aus China bereits, dass die drei chinesischen Rassen *weigoldicus*, *stoetzneri* und *affinis* – für letztere fehlen allerdings noch Tonbandbelege – im Gesang weitgehend übereinstimmen. Bei den leider unter widrigen Umständen (Wind, «halbherzig» singendes ♂) gemachten Tonaufnahmen von *P. m. weigoldicus* (Abb. 7, S. 9) ist die alternierende Tonhöhe der Elemente klar erkennbar. Diese Eigenschaft verbindet die chinesischen Mm unter sich und auch mit den japanischen (ausser Hokkaido, s. S. 10) was den Namen «sino-japanisch» für diese Gf rechtfertigt. Ob es zwischen den ein-

zelnen Rassen, von denen die japanische sogar durch ein Meer isoliert ist, gewisse konstante Unterschiede gibt, lässt sich mangels genügenden Vergleichsmaterials noch nicht sagen, aber jedenfalls nicht ausschliessen. Das völlig isolierte Vorkommen dieser Gf im Altai legt den Gedanken an ein ehemals viel grösseres und kontinuierliches Verbreitungsgebiet der Art in China nahe, welches später durch vegetationsgeschichtliche und zweifellos auch anthropogene Einflüsse auf die heutigen Reste reduziert wurde.

5.7. Japan und Sachalin

Dass die Mm auf Hokkaido anders singen als im übrigen Japan, ist von japanischen Ornithologen schon seit Jahren gesagt, aber nie bestätigt worden (Y. Fujimaki briefl.) und war mir daher nicht bekannt. Ich war deshalb überrascht, auf einer Tonaufnahme von Herrn T. Kabaya aus Hokkaido die «alpine» Gf zu vernehmen. Da die Mm auf der nur 45 km entfernten Insel Sachalin zweisprachig sind (S. 9), war mit der Möglichkeit zu rechnen, dass diese Aufnahme bloss zufällig nur die «alpine» Gf enthielt, in Wirklichkeit aber auf Hokkaido auch die «normale» vorkommt. Daher arrangierte ich mit Unterstützung der Wild Bird Society of Japan (Dr. H. Higuchi) drei Exkursionen auf Hokkaido: die eine im bergigen Akan Nationalpark unter Führung von Herrn Professor Y. Fujimaki, zwei weitere im flachen Küstenhinterland bei Nemuro, geführt vom dortigen Gastgeber, Herrn T. Matsuo. Alle gehörten ♂ sangen und beantworteten nur die «alpine» Gf, und beide Ornithologen erklärten, auf Hokkaido von dieser Vogelart nie einen andern Gesang gehört zu haben, wodurch auch die Aussage der Aufnahme Kabayas bestätigt wird. Sofern nicht wider alle Erwartung auf Hokkaido doch noch die «normale» Gf nachgewiesen wird, erlauben diese Feststellungen die nachstehenden Schlussfolgerungen.

Die Gesangsformen von *Parus montanus* sind über Raum und Zeit äusserst konstante Merkmale. Ihre Elemente bleiben sich, abgesehen von einer begrenzten intra- und interindividuellen Variation, im ganzen Gebiet jeder Gf gleich. Selbst bei seit Jahrtausenden (England,

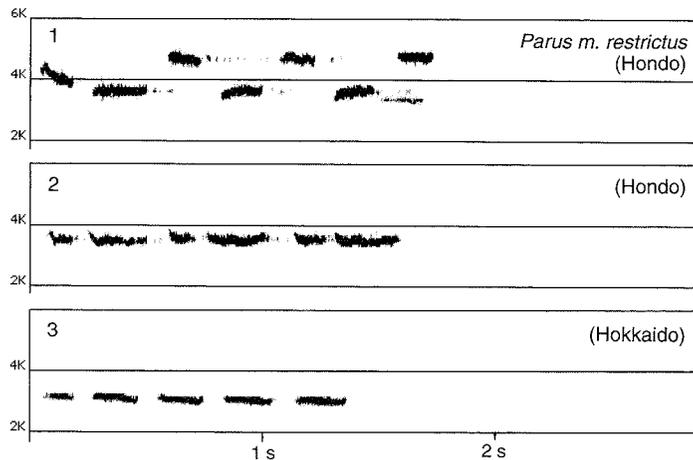


Abb. 12. Gesänge von *Parus montanus restrictus* (Japan). 1 und 2 = «sino-japanische» Gf von Hondo, 3 = «alpine» Gf von Hokkaido. Bei 1, der offenbar häufigsten Variante in Japan, sind die Frequenzsprünge sehr ausgeprägt; bei 2 sind sie praktisch auf null reduziert, was die vermeintlich zur «alpinen» Gf gehörende, weil aus gleich hohen Elementen bestehende «kurz-lang-kurz-lang»-Variante ergibt. Bei ihr alterniert die Elementlänge stark, bei 1 weniger stark. Strophe 3 veranschaulicht den wichtigen Unterschied zwischen «alpinen» Gf und «sino-japanischen» Strophen ohne Frequenzsprünge (2). Aufnahmen: 1, 2 = Japan Broadcasting Corporation (via Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca N.Y., USA). 3 = W. Thönen, 4. 6. 1991, Nemuro (Hokkaido). – *Songs of Parus montanus restrictus* (Japan). 1 and 2 = «sino-japanese» songs from Hondo, 3 = «alpine» song from Hokkaido. In 1, the frequency jumps are very marked, in 2 they are literally reduced to zero, a fact which has led some authors to call this song a «short-long-short-long» variant of the «alpine» type. The length of the elements alternates slightly in 1 but markedly in 2. Strophe 3 illustrates the important difference between the «alpine» type and «sino-japanese» variants without frequency jumps.

Tien Shan) oder sogar vielen Jahrzehntausenden (Japan) isolierten Populationen sind keine wesentlichen Abweichungen bekannt. Thielcke (1973) hat auch bei der Tannenmeise *Parus ater* und der nahverwandten Schopfmeise *Parus melanolophus* glaubhaft dargelegt, «dass der Gesang beider Formen schon vor vielen Jahrzehntausenden so wie heute war». Angesichts dieser Konstanz kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, dass die Mm Hokkaidos auf Grund ihres Gesanges zur euro-sibirischen Population gehören. Ebenso lässt sich die gesangliche Übereinstimmung der übrigen Mm Japans mit denjenigen Chinas (ohne *songarus*) nicht anders erklären, als dass sie chinesischer Herkunft sind und Japan wie viele andere Tierarten (Oshima 1990) spätestens im Pleistozän über die damals bestehende Landverbindung Südjapans mit dem Kontinent erreicht haben. Das bedeutet, dass sie den chinesischen Rassen trotz räumlicher Trennung und taxonomischer

Unterschiede – die es aber auch unter letzteren selbst gibt! (Vaurie 1959, Eck 1980) – phylogenetisch näher stehen müssen als ihren direkten Nachbarn auf Hokkaido, mit denen sie zwar den gleichen Rassenamen (*P. m. restrictus*) teilen (Vaurie 1959, Kuroda 1975, Eck 1980, Brazil 1991; siehe jedoch Hartert 1910 sowie Austin & Kuroda 1953 und Vaurie 1959 betreffend Vögel vom *sachalinensis*-Typ auf Hokkaido). Die äussere Ähnlichkeit der beiden Japaner kann jedoch sekundär sein, indem allfällige frühere Unterschiede später durch Anpassung an die zwar nicht identischen, aber in ganz Japan stark vom Meer geprägten Klimabedingungen verwischt worden sein dürften. Bei der ausgesprochenen Plastizität der Art unter der Wirkung äusserer Einflüsse (Stresemann & Sachtleben 1920, Frank 1938, Kniprath 1967) ist diese Annahme berechtigt.

Die Hypothese einer verschiedenen geographischen Herkunft der japanischen Mm steht

auch im Einklang mit der tiergeographischen Bedeutung der Tsugaru-Meerstrasse zwischen Honshu (Hondo) und Hokkaido. Dazu Schwind (1967): «Die Tsugaru-Strasse wurde innerhalb des paläarktischen Reichs von Blakiston in dem Sinne als Grenzlinie erkannt, dass südlich von ihr die Verwandtschaft mit der Fauna Chinas, nördlich von ihr die Verwandtschaft mit der Fauna Sibiriens vorherrscht». Die Tierwelt südlich dieser nur 18 km breiten, in der Zoogeographie als «Blakiston'sche Linie» bekannten Meerstrasse weist eine Reihe von Arten der chinesisch-koreanischen Fauna auf, welche auf Hokkaido fehlen, während hier sibirische Arten leben, welche südlich der Tsugaru-Strasse nicht oder nur als Wintergäste (Vögel) vorkommen. Listen dieser Arten finden sich bei Jahn (1942) und Schwind (1967). So brüten etwa die in Sibirien und auf Sachalin verbreiteten Arten Haselhuhn *Bonasa bonasia*, Grauspecht *Picus canus*, Kleinspecht *Dendrocopos minor*, Dreizehenspecht *Picoides tridactylus* und Sumpfmehse *Parus palustris* in Japan nur auf Hokkaido (Vaurie 1959, Sonobe et al. 1988). Von den Säugern sei das besonders eindrückliche Beispiel erwähnt, dass auf Hokkaido nur der eurosibirische Braunbär *Ursus arctos*, südlich der Tsugaru-Strasse nur der auch in China heimische Kragenbär *Selenarctos thibetanus* vorkommt (Schwind 1967). Auch für manche Subspezies bildet diese Meerstrasse eine scharfe Grenze, wobei die Populationen Hokkaidos gewöhnlich mit denjenigen Sachalins und Sibiriens übereinstimmen oder ihnen am nächsten stehen. Beim Eichelhäher *Garrulus glandarius* nennt Voous (1945) die Tsugaru-Strasse ausdrücklich als vermutliche Ursache der Grenze zwischen *G. g. brandti* (Hokkaido) und den übrigen japanischen Rassen.

Bei einigen der auf Hokkaido nicht vorkommenden japanischen Arten ist das Fehlen wohl klima- und vegetationsbedingt, da sie schon auf Honshu nach N hin seltener werden oder wegfallen (Jahn 1942). Dagegen hat die Grenze, welche die Tsugaru-Strasse für die nördlich-kontinentalen Faunenelemente Hokkaidos bildet, offenbar glazialgeschichtliche Ursachen. Japan war während des grössten Teils des Pleistozäns, als der Meeresspiegel zeitweise bis gegen 200 m unter das heutige Niveau

sank (de Lattin 1967), im N mit Sachalin und dem unteren Amurgebiet, im S mit Korea und China durch Landbrücken verbunden, über welche hier Arten der chinesisch-koreanischen, dort Arten der sibirischen Fauna einwandern konnten (de Lattin 1967, Oshima 1990). In der letzten (Würm-, in Japan Yari-) Eiszeit sank das Meeresniveau aber nur um – je nach Autor – 80–120 m (de Lattin 1967, Hopkins 1967, Shackleton 1987, Oshima 1990, Ono & Igarashi 1991). Daher blieb nicht nur die heute bis ca. 200 m tiefe Korea-Strasse, sondern auch die 120–140 m tiefe Tsugaru-Strasse (Ono & Igarashi 1991) überflutet. Trotz der etwas divergierenden Angaben über die Schwankungen des Meeresniveaus zeigt das Fehlen einer ganzen Reihe von Tierarten dies- oder jenseits der Tsugaru-Strasse, dass diese auch im Würmglazial ein für viele wirksames Verbreitungshindernis war. Sie bildet somit schon seit dem Ende der vorletzten (Riss-, in Japan Komoro-) Eiszeit für viele Landtiere eine Barriere.

Hokkaido selbst blieb aber während und sogar noch einige Zeit nach dem Würmglazial mit Sachalin und über dieses mit dem Kontinent verbunden, da die Soya- oder La Pérouse-Strasse zwischen Hokkaido und Sachalin nur 45–50 m (Ono & Igarashi 1991) und der Tatarensund zwischen Sachalin und dem Festland im nördlichen, seichtesten Teil sogar höchstens 12 m tief (Schwind 1967) ist und somit beide erst beim postglazialen Wiederanstieg des Meeresspiegels entstanden sind. Bei der Soya-Strasse erfolgte der Meeresdurchbruch laut Oshima (1990) vor etwa 12 000 Jahren, andere halten einen noch früheren Zeitpunkt für möglich (Prof. Ch. Schlüchter, pers. Mitt.). Beim wesentlich weniger tiefen Tatarensund (Mamya- oder Nevelsky-Strasse) war dies entsprechend später der Fall; nach einer Graphik bei Hopkins (1967) vor schätzungsweise 5000 Jahren.

Die Einwanderung waldbewohnender sibirischer Tierarten über die Landverbindung Sachalin–Hokkaido war natürlich nur möglich, wenn diese einigermaßen durchgehend bewaldet war. Japan bildete während der Würmeiszeit ein Waldrefugium (Reinig 1950, de Lattin 1967, Frenzel 1968). Auf Hokkaido wuchs im S taigaartiger Wald aus Lärche *Larix*, Fichte

Picea, Tanne *Abies*, Birke *Betula*, Erle *Alnus* und Zwergföhre *Pinus pumila*, im N dehnten sich lichte Lärchen-Zwergföhren-«Wälder» und Grasland aus (Ono 1990, Ono & Igarashi 1991). Taigavögel konnten somit jedenfalls auf der Südhälfte Hokkaidos die Würmeiszeit überdauern. Vaurie (1965) vermutet denn auch in der dortigen Population des Dreizehenspechts *Picoides tridactylus* ein Relikt. Die folgenden Überlegungen führen mich zum Schluss, dass auch die Mm-Population Hokkaidos schon vor der Würmeiszeit auf Hokkaido lebte, während diejenige Sachalins erst postglazial eingewandert ist.

Im Gegensatz zu Hokkaido war Sachalin zumindest in der kältesten Phase der Würmeiszeit weitgehend waldlos. Zwar erreichte von Hokkaido her ein spärlicher Lärchen-Zwergföhrenwald über die Landverbindung den Süden der Insel (Ono & Igarashi 1991); sonst aber prägten subarktische Kältesteppen und von Steppen durchsetzte Wald- und Strauchtundren die Landschaft (Frenzel 1968). Die Taiga, welche den damals trockenliegenden Teil des Tatarensunds bedeckte, scheint laut Frenzels Vegetationskarte, Tafel 10, nicht auf die heutige Insel übergegriffen zu haben. Sachalin kann demnach kein Eiszeitrefugium von *Parus montanus* gewesen sein. Die Art dürfte folglich erst in jener Phase des frühen Postglazials vom Kontinent her wieder hinübergelangen sein, in der das wärmer werdende Klima dem Wald schon die Wiederausbreitung aus seinen Rückzugsgebieten erlaubte, der Meeresspiegel aber wegen des im N der Holarktis späteren Abschmelzens der Eispanzer noch nicht so weit gestiegen war, dass Sachalin vom Kontinent getrennt wurde¹¹. Um auch Hokkaido noch zu erreichen, war es aber offenbar zu spät, weil die Landverbindung dorthin, wegen der grösseren Tiefe der Soya-Strasse, früher unterbrochen wurde als jene zwischen Nordsachalin und dem Festland.

Für die Annahme, dass die Mm Hokkaidos schon vor der Würmeiszeit dort gelebt haben, während Sachalin erst im Postglazial wieder besiedelt wurde, sprechen zwei Gründe:

(1) Wenn erstere der gleichen, postglazialen Einwanderungs-«Generation» angehören würden wie die Mm Sachalins, dann wäre angesichts der erwähnten Stabilität der Gesangsformen (S. 18) zu erwarten, dass sie auch noch wie diese, nämlich zweisprachig singen würden.

(2) Verschiedene andere, z.T. von Skandinavien bis Kamtschatka verbreitete Taigabewohner kommen ebenfalls nur auf Sachalin, aber nicht auf Hokkaido vor, obwohl hierfür keine klimatischen oder ökologischen Gründe ausmachen sind. An Vögeln seien hier erwähnt: Steinauerhuhn *Tetrao parvirostris*, Sichelhuhn *Dendragapus falcipennis*, Bartkauz *Strix nebulosa*, Spurbereule *Surnia ulula*, Rauhfusskauz *Aegolius funereus*, Sperlingskauz *Glaucidium passerinum*, Unglückshäher *Perisoreus infaustus* und Waldammer *Emberiza rustica* (Flint et al. 1984, Cramp et al. 1985). Unter den Säugern gehören z.B. der Luchs *Lynx lynx* und der Vielfrass *Gulo gulo* dazu (Heptner & Naumov 1980), unter den Reptilien die Kreuzotter *Vipera berus* und die Waldeidechse *Lacerta vivipara* (Müller 1977, Engelmann et al. 1993). Erwähnt sei auch, dass nach Eck (1980) die Mm Sachalins «keinesfalls identisch mit *restrictus*» ist, und dass nach Voous & van Marle (1953) die Kleiber *Sitta europaea* Sachalins morphologisch denjenigen Zentralsibiriens etwas näher stehen als jenen Hokkaidos.

Auf Grund der Gesangsverhältnisse sowie der erd- und waldgeschichtlichen Gegebenheiten komme ich zu folgendem Schluss: Japan wird von zwei Mm-Populationen verschiedener Herkunft bewohnt. Diejenige südlich der Tsugaru-Strasse ist aus China, diejenige Hokkaidos (und wohl auch der Kurileninsel Kunaschir) aus Sibirien eingewandert, was nicht in der gleichen Epoche erfolgt sein muss. Die beiden stehen einander trotz phänotypischer Ähnlichkeit demnach genetisch weniger nahe als der jeweiligen kontinentalen Herkunftspopulation. Die Einwanderung der «chinesischen»

ganz entsprechende Verzögerung im eustatischen Ansteigen des Meeresspiegels, so dass die im Hochglazial zustande gekommenen Landverbindungen auch noch während des Postglazials für einen gewissen Zeitraum erhalten blieben».

¹¹de Lattin (1967, S. 331): «Ausserdem bewirkte das verzögerte Abschmelzen des Gletschereises auch eine

Mm Japans muss allerspätestens während der Risseiszeit, kann aber auch sehr viel früher erfolgt sein. Dass sich ihr Gesang trotz weit über 150 000jähriger Isolation noch heute kaum von jenem in China unterscheidet, zeugt von einer erstaunlichen Konstanz dieses Merkmals. Die Mm Hokkaidos sind wahrscheinlich Relikte einer «alpin» singenden Population, welche vom sibirischen Festland über Sachalin dorthin gelangte. Während sie hier die nachfolgende Eiszeit überleben konnte, war dies auf Sachalin offenbar nicht möglich. Die heute dort lebenden Mm können somit erst im ausgehenden Würmglazial vom Kontinent her hingelangt sein, gehören also einer jüngeren Ausbreitungs-«Welle» von *Parus montanus* an als diejenigen Hokkaidos.

In ihrem Gesang und ihrer schon vor-würmeiszeitlichen Präsenz auf Hokkaido stimmen die Mm dieser Insel mit den europäischen Alpenmeisen überein, bei denen Voous (1959) und Thönen (1962) ebenfalls zum Schluss kamen, dass sie schon vor der letzten Eiszeit in den Alpen gelebt haben müssen. Diese Übereinstimmung legt den Gedanken nahe, dass es sich in beiden Fällen um Relikte einer «alpin» singenden Population handeln könnte, welche während einer Zwischeneiszeit das euro-sibirische Artareal bewohnte, aber durch eine nachfolgende Eiszeit bis auf kleine Reste in südlichen Waldrefugien ausgelöscht wurde.

5.8. Nordamerika

Bei der nordamerikanischen Schwarzkopfmehse *Parus atricapillus* («Black-capped Chickadee»), die lange als konspezifisch mit *Parus montanus* galt, hat die in Alaska – also dem Areal von *P. montanus* am nächsten – lebende Rasse *P. a. turneri* einen Gesang, der von jenem im übrigen Nordamerika abweicht und der «alpinen» Gf von *montanus* ähnelt (Desfayes 1963, Thönen 1970). Der typische *atricapillus*-Gesang (nachfolgend «Standard-Gf») besteht aus Strophen von meist zwei, gelegentlich drei Elementen von \pm konstanter Frequenz, welche aber beim zweiten und allfälligen dritten Element etwas tiefer liegt als beim ersten (Abb. 1). Er wird am besten mit «dih-düh» wiedergegeben; die in Amerika übliche Umschreibung «fee-bee» (gespr. «fii-bii») bringt gerade den wichtigen Tonhöhenunterschied nicht zum Ausdruck. Bei *turneri* nun bestehen die Strophen aus meistens drei, manchmal vier oder nur zwei solchen Pfiffen, die jedoch alle auf gleicher Tonhöhe liegen und zudem leicht kürzer als bei der «Standard-Gf», aber etwas länger als die längsten von mir je aufgenommenen Elemente der «alpinen» Gf sind (Abb. 1, 13). Ich habe 1968 und 1971 in Alaska (bei Anchorage, Portage, Ferry, Nenana, Fairbanks und Circle) immer nur diese, nie die «Standard-Gf» gehört. Auch Desfayes (1963) vernahm während zweier Aufenthalte in Anchorage 1956/57 und 1960 ausschliesslich diese

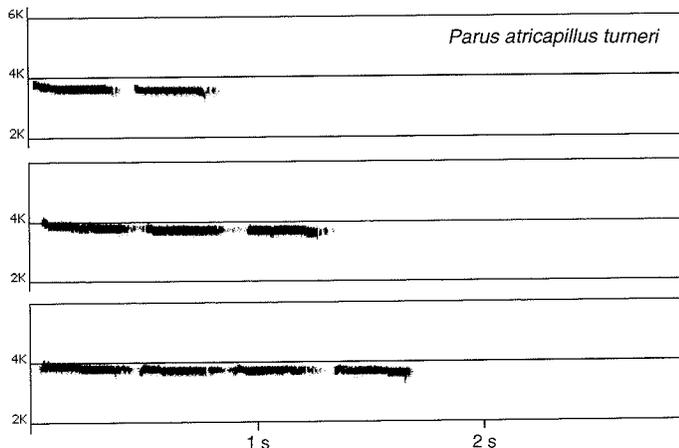


Abb. 13. Gesangsvarianten eines ♂ von *Parus atricapillus turneri* bei Fairbanks (Alaska). Die Variante mit 3 Elementen ist bei weitem die häufigste. Aufnahmen W. Thönen, 18. 5. 1968. – Song variants of a ♂ of *Parus atricapillus turneri* near Fairbanks (Alaska). The variant with 3 elements is by far the most common one.



Abb. 14. Bälge von Mönchs- und Schwarzkopfmeisen. Von links nach rechts *Parus montanus rhenanus*, *P. m. montanus*, *P. m. baicalensis*, *P. m. kamtschatkensis*, rechts aussen *Parus atricapillus turneri* von Alaska. Bei *P. montanus* ist die Merkmalsprogression von kleinen, braunen (dunklen) Formen im W zu geringfügig grösseren, aber viel helleren im NE Eurasiens augenfällig. Bei *P. atricapillus* ist der Kehlfleck bis zum Rand tiefschwarz, im Gegensatz zu *P. montanus*. 1 = *P. m. rhenanus* ♀ ad., Allschwil BL, 21. 9. 1947; 2 = *P. m. montanus* ♂ Gstaad BE, 17. 12. 1964; 3 = *P. m. baicalensis*, Tunkinsk-Gebirge, 8. 12. 1912; 4 = *P. m. kamtschatkensis*, Petropawlowsk, 7. 8. 1883; 5 = *P. atricapillus turneri* ♂, 12. 2. 1969. (1 u. 2 Naturhist. Museum Basel Nr. 9812, 14419; 3 u. 4 Naturhist. Museum Wien Nr. 33450, 33424; 5 Univ. Alaska). – From left to right *Parus montanus rhenanus*, *P. m. montanus*, *P. m. baicalensis*, *P. m. kamtschatkensis*, *Parus atricapillus turneri* from Alaska. Note the decreasing pigmentation from W to NE Eurasia, accompanied by a slight increase in size in *P. montanus*, and the well-defined, black bib in *P. atricapillus*, compared with the blurred edges in *P. montanus*.

Form. Es handelt sich also nicht bloss um eine da und dort gelegentlich auftretende, individuelle Variante. Schon Nelson (in Bent 1946) beschrieb 1887 den Gesang von *turneri* mit «dee-dee-dee».

Turneri nimmt somit nicht nur geographisch, sondern auch gesanglich eine Zwischenstellung zwischen *P. atricapillus* mit «Standard-Gf» und *P. montanus* mit «alpinen» Gf ein, was die Vermutung eines engeren historischen Zusammenhangs mit letzteren nahelegt. Ein solcher scheint in der Tat möglich. Nach Mayr (1946) stammen die neuweltlichen Paridae von eurasischen Einwanderern ab, welche etwa im Tertiär, teils wohl auch später und vermutlich in wiederholten Schüben über die zeitweise be-

stehende Bering-Landbrücke in die Nearktis gelangten und sich hier in weitere Formen aufspalteten. Brewer (1963) vermutet die Einwanderung der ersten *atricapillus*-Vorahren etwa im frühen Pleistozän. In dieser von Eiszeiten geprägten Epoche existierte die Bering-Landbrücke mindestens dreimal (Flerow 1967). Alaska blieb dabei jeweils weitgehend eisfrei, war aber vom Rest Nordamerikas durch eine breite Gletscherbarriere isoliert (Hopkins 1967, Salomonsen 1970) und daher faunistisch ein Teil Sibiriens. Die bis hier gelangten Tiere konnten erst ins Kontinentinnere vordringen, wenn sich das Eis zurückzog und das freigeordnete Gebiet die erforderliche Vegetation aufwies. Gleichzeitig konnten natürlich auch

die vom Eiszeitklima nach S verdrängten früheren Einwanderer wieder nordwärts vorstossen.

Aufgrund der hier sehr vereinfacht dargestellten Vorgänge scheint es zumindest möglich, dass *turneri* von einer späteren Einwanderungswelle stammt als die übrigen *atricapillus*-Populationen. Das würde die Vermutung stützen, *turneri* könnte ein «Relikt» der gleichen, während einer Zwischeneiszeit in der Paläarktis und Alaska verbreiteten Population mit «alpiner» Gf sein wie die Mm der Alpen, Karpaten und Hokkaidos (S. 22). Allerdings muss auch *turneri* schon früh in die Nearktis gelangt sein. Der grosse Kehlfleck (Abb. 14), meines Erachtens das am wenigsten anfechtbare Unterscheidungsmerkmal gegenüber *P. montanus*¹², ist auch andern Chickadees eigen und dürfte daher schon alt sein. Auf jeden Fall ist *turneri* nicht erst bei der letzten Gelegenheit – ausgangs der Würmeiszeit – nach Alaska gelangt, sonst sänge er zweifellos noch zweisprachig wie die Vögel westlich der Beringstrasse, von denen ihn dann erst der postglaziale Meeresspiegel abgeschnitten hätte.

Wann immer *turneri* nach Alaska gekommen sein mag, musste es nach dem Freiwerden des Zugangs zum Kontinentinnern irgendwo zur Begegnung mit den von S her zurückkehrenden Artgenossen der früheren Einwanderungs-«Generation» und somit bei erhaltenegebliebener sexueller Affinität zur Hybridisation im Kontaktgebiet kommen. Wie bei den Mm am Alpenrand (S. 1) oder beim Zilpzalp *Phyl-*

loscopus collybita in SW-Frankreich (Thielcke & Linsenmair 1963) wäre folglich auch hier eine Zone mit Mischsängern (*turneri*-/«Standard-Gf») zu erwarten. Vor diesem Hintergrund ist eine Angabe von Dawson & Bowles (1909, in Smith 1972) interessant. Danach besitzt die vom SW Britisch Kolumbiens (Kanada) bis NW-Kalifornien verbreitete Rasse *P. a. occidentalis* einen drei- bis viersilbigen Gesang wie *turneri*, wobei aber das letzte Element zuweilen tiefer ist als die vorherigen. Er vereinigt also Merkmale des *turneri*- (3–4 Elemente) und des «Standard-Gesangs» (letztes Element tiefer) und könnte somit ein Mischgesang sein. Gewissheit wird erst die genauere Kenntnis seiner Verbreitung bringen, welche weder die ganze Rasse *occidentalis* umfassen, noch auf diese beschränkt sein muss. Auffallend ist jedoch, dass er bisher nur aus einem Gebiet beschrieben wurde, das einen – den südlichen – Teil jener Zone einnimmt, welche an das Areal von *turneri* (s. Duvall 1945, Smith 1991) anschliesst und daher als Hybridzone in Frage käme.

Hybridpopulationen zeigen im Prinzip – obwohl nicht immer (Sibley 1961, Mayr 1963) – eine erhöhte phänotypische Variation, was somit auch hier zu erwarten wäre. Angesichts der erwähnten Gesangsverhältnisse horcht man daher auf, wenn Duvall (1945) zwar keine Hybridpopulation erwähnt, aber im Kommentar zu *turneri* schreibt: «Specimens from southern Mackenzie are intermediate between *turneri* of Alaska and *anamesus* of Central Canada, and thus appear like *septentrionalis* in color, while exhibiting a very variable size, from quite small to very large.» Auffallende Grössenvariation in einem begrenzten Gebiet ist ein verdächtiger Hinweis auf mögliche sekundäre Intergradation! Auch andere Aussagen Duvalls, aber auch von Brooks & Swarth (1925) und Gabrielson & Jewett (1970) zeigen, dass die an *turneri* grenzenden Populationen systematisch schwer einzuordnen sind, wie das bei Hybridpopulationen häufig der Fall ist. Ob sekundäre Intergradation bisher überhaupt als Möglichkeit in Betracht gezogen wurde, entzieht sich meiner Kenntnis, aber eine Prüfung dieses Aspekts wäre nach dem oben Gesagten jedenfalls wünschenswert.

¹²Für die artliche Trennung von *montanus* und *atricapillus* wurden neben dem Kehlfleck hauptsächlich stimmliche Unterschiede ins Feld geführt (Bangs & Peters 1928, Mayr 1956), weil damals von *montanus* nur die «normale» Gf allgemein bekannt war, welche vom *atricapillus*-Gesang tatsächlich stark abweicht. Nachdem heute feststeht, dass *montanus* drei sehr verschiedene Gf besitzt und auch *turneri* von seinen Artgenossen etwas abweicht, ist das Argument «Stimmunterschied» entkräftet. Unhaltbar ist aber auch die in neuerer Zeit aufgetauchte Behauptung, bei *montanus* werde der weitaus grösste Teil des Höhlenbaus vom ♀ besorgt, während sich bei *atricapillus* beide Partner in die Arbeit teilen (Smith 1991 S. 110). Tatsache ist, dass sich bei *montanus* das ♂ bis zu 50 % am Bau beteiligt, was neben zahlreichen früheren Autoren auch Ludescher (1973) bestätigt.

Zusammenfassend kann man festhalten: Indizien deuten darauf hin, dass *P. a. turneri* später in die Nearktis gelangt ist als seine übrigen Artgenossen. Die Ähnlichkeit seines Gesangs mit demjenigen weit entfernt in Eurasien lebender Populationen von *P. montanus* (Alpen, Karpaten, Hokkaido) legt zudem den Verdacht eines zoohistorischen Zusammenhangs und damit einer näheren Verwandtschaft mit diesen nahe. Dieser Gedanke ist nicht so abwegig wie es scheinen mag. Nikolski & Wallschläger (1982) berichten über einen ähnlich gelagerten Fall bei den Zieseln *Citellus parryi* (N-Kanada, Alaska, NE-Sibirien) und *C. undulatus* (Zentral- und NE-Sibirien, Mongolei). Die Alarmrufe von *C. parryi* in Alaska unterscheiden sich stärker von denjenigen seiner eigenen Artgenossen jenseits der Beringstrasse als von jenen des zentralasiatisch-mongolischen *C. undulatus*. Der Luftfeind-Alarmruf von *C. parryi* in NW-Alaska, dessen Areal durch den Yukon vom Rest der Alaska-Population isoliert ist, ist sogar fast identisch mit jenem von *C. undulatus*, und die Autoren halten es für möglich, dass es sich hier um eine pleistozäne Reliktpopulation von *C. undulatus* handelt.

6. Zur Verbreitungsgeschichte

Warum sind die einsprachigen Mm auf relativ kleine Gebiete am Rand des Artareals beschränkt, während dessen grösster Teil von Mischsängern bewohnt ist (Abb. 9, S. 11)? Klar ist, dass dieses riesige zweisprachige Gebiet keine Mischzone im üblichen Sinn sein kann. Ebenso besteht, wie wir noch sehen werden, zwischen den Mischsängern in den europäischen Alpen-Weidenmeisen-Kontaktzonen und denjenigen dieses grossen Gebietes kein engerer Zusammenhang.

Martens & Nazarenko (1993) interpretieren das Gesangsverbreitungsbild im wesentlichen wie folgt: Entstehung der Art vermutlich in Ostasien, älteste Gf folglich die «sino-japanische». Von dort aus Besiedlung der westlichen Paläarktis, wobei sich aus dem «sino-japanischen» der zweisprachige, von den Autoren «sibirisch» genannte Gesang entwickelt. Auch

die Nearktis wird von Ostasien aus besiedelt, wobei *P. atricapillus* vielleicht eine spätere «Welle» darstellt als *P. carolinensis*, dessen Gesang gewisse Ähnlichkeiten mit dem «sino-japanischen» aufweist. In Europa führt eiszeitliche Arealschrumpfung und -aufspaltung in kleine, getrennte Refugien im S dazu, dass in den ausgedünnten Restpopulationen im einen Fall die «normale», im andern die «alpine» Komponente des variablen Gesangs durch Lernverlust¹³ (Thielcke 1973) verloren geht. Beim postglazialen Zusammentreffen der nun einsprachigen Mm entstehen im Kontaktgebiet schmale Zonen mit wieder zweisprachig, sozusagen «sekundär» sibirisch singenden Populationen.

Der Annahme, *P. montanus* sei in Ostasien entstanden und die «sino-japanische» Gf somit die älteste, kann man beim derzeitigen Wissensstand kaum eine plausiblere Version gegenüberstellen. Dagegen sehe ich für die Entstehung des heutigen Gesangsverbreitungsbildes eine andere mögliche Erklärung, die ich hier zur Diskussion stelle.

Hauptunterschied zum Modell Martens & Nazarenko: die «normale» und die «alpine» Gf sind nicht erst aus dem variablen, «sibirischen» Gesang entstanden (Lernverlust), sondern direkt aus der «sino-japanischen» Gf und älter als der «sibirische». Ihre heutigen Populationen an der Arealperipherie (Abb. 9, S. 11) sind Relikte zweier früherer Ausbreitungs-«Generationen», welche, jede in einem andern Interglazial, die nördliche Paläarktis besiedelten und dann durch die jeweils folgende Eiszeit bis auf Reste in südlichen Waldrefugien ausgelöscht wurden. Der sibirische Gesang ist erst durch Hybridisation zwischen Resten dieser zwei verschiedenen singenden Populationen entstanden, welche während der letzten Eiszeit im gleichen südsibirischen Refugium notgedrungen miteinander in Kontakt kamen (s. weiter unten).

Begründung dieser Hypothese: Von den sechs rein nearktischen Graumeisen («Chickadees») bilden Schwarzkopf-, Karolina- und

¹³Mangelnde Gelegenheit der Jungvögel, von adulten ♂ den «richtigen», d.h. populationsüblichen Gesang zu hören und lernen.

Berg- oder Weissbrauenmeise, *P. atricapillus*, *carolinensis* und *gambeli*, zusammen mit unserer Mm eine stimmlich gut abgegrenzte Gruppe, die sich nebst ihrem grundsätzlich gleichen Rufrepertoire vor allem durch einen weittragenden, aus wenigen klaren Pfeiflauten bestehenden Reviergesang auszeichnet (Hailman 1989 und eigene Beob.). Jede dieser drei Chickadees besitzt nur eine einzige Gf, und diese besteht nur aus \pm horizontalen, einzig bei *carolinensis* oft etwas steigenden oder fallenden Elementen. Der Pfeifgesang der vier Graumeisen neigt also offensichtlich gar nicht zur Vielfalt. Wie die trotz weit zurückliegender Besiedlung der Nearktis immer noch praktisch fehlende geographische Variation¹⁴ beweist, ist er auch ausserordentlich konservativ, was schon bei *P. montanus* festgestellt wurde (S. 19). Man kann daher folgern, dass zur Zeit der Einwanderung der *atricapillus*-Ahnen – auch des jüngsten «Schubes» (*turneri*) – im nordostasiatischen Ausgangsgebiet noch nicht der variable Gesang verbreitet war, sondern die «alpine» oder eine ihr nahe kommende, «alpinoid» (Eck 1980) Gf. Sonst müsste man ihn, oder wenigstens Spuren davon, in Form abfallender Elemente wie bei der «normalen» Gf, auch östlich der Beringstrasse finden. Er scheint also erst mit einer späteren Ausbreitungswelle nach Nordostasien gelangt zu sein. Da man wohl annehmen darf, dass die Expansion, welche zum Vorstoss «alpinoid» singender Meisen nach Nordamerika führte, sich auch gegen die Westpaläarktis richtete, dürften es somit Vögel mit \pm perfekter «alpiner» Gf gewesen sein, welche Europa zuerst erreichten.

Von dieser Annahme ausgehend ist folgende Entwicklung vorstellbar: Die erste auch Europa erreichende Ausbreitungswelle erfolgte durch Mm mit «alpiner» Gf. In Mitteleuropa wurden zumindest in der wärmsten Phase jener Zwischeneiszeit nur die Gebirge bewohnt (vermutliche Gründe: Habitat klimabedingt auf diese beschränkt; interspezifische Konkurrenz

im Flachland). Die nachfolgende Eiszeit vernichtete diese «Generation» bis auf Reste in Waldrefugien südlich der Alpen, Karpaten, in Zentralasien sowie auf Hokkaido. Das letzte Interglazial (Riss-Würm) brachte einen neuen Ausbreitungsschub aus einem asiatischen Gebiet, dessen Mm die «normale» Gf entwickelt hatten. Während diese mit der Taiga durch die sibirischen Ebenen nach Westeuropa vorsties, kehrten die Überlebenden der ersten «Generation» («alpine» Gf) mit dem wieder emporsteigenden Wald in die erwähnten Gebirge zurück. Damit lebten jetzt in der Paläarktis (ohne die «sino-japanische» Gruppe) zwei Gesangspopulationen: «alpin» singende Mm in den Gebirgen und auf Hokkaido, «normal» singende im Flachland – eine Verteilung, die im ausserskandinavischen Europa auch heute besteht und ebenfalls verbreitungsgeschichtlich bedingt ist.

Im Würmglazial wurden in Europa die Mm der Gebirge abermals in Waldrefugien südlich derselben gedrängt, während von der Flachlandpopulation Reste in SW-Europa und offenbar auch im Südbalkan überlebten. Mit Ende dieser letzten Eiszeit kehrten erstere mit dem Wald von S her in die Alpen und Karpaten zurück, dabei z.T. auch dazwischenliegende Ebenen (z.B. Donauniederungen) besiedelnd. Die Balkanvögel konnten offenbar – Nachweis der «normalen» Gf in der Balkankette vorbehalten – ihr Areal nicht wesentlich ausweiten. Dagegen war vom SW-europäischen Refugium aus ein ziemlich ungehinderter Vorstoss durch West- und Mittel- bis nach Osteuropa möglich, wo es irgendwo im Raum Ostpreussen/Polen zum Zusammentreffen mit den inzwischen aus Sibirien bis hier vorgedrungenen Mm mit variablem Gesang (s. unten) kam. Die Subtilformen *tischleri* (Ostpreussen) und *natorpi* (Schlesien) können sehr wohl aus diesem Kontakt entstandene Mischformen sein, auch wenn sich dies morphologisch nicht sicher nachweisen lässt und sie daher zu *borealis* (*tischleri*) bzw. *salicarius* (*natorpi*) gezählt werden (Vaurie 1959). Auch die zweisprachigen Zonen am Alpenrand und in NW-Bulgarien sind beim sekundären Kontakt der postglazial wieder expandierenden, einsprachigen Refugialpopulationen entstanden.

¹⁴Die von Bagg (1958) auf der Insel Martha's Vineyard (Massachusetts) von den meisten σ gehörte Variante mit beiden Elementen auf gleicher Tonhöhe könnte eventuell einen Dialekt darstellen, müsste aber zuerst genauer untersucht werden.

Im Gegensatz zu Europa, wo die beiden Gesangspopulationen erst bei der postglazialen Wiederausbreitung zusammentrafen, war es in Sibirien gerade die Eiszeit, welche sie zusammenführte. Die Taiga wurde nach Süden verschoben und schliesslich bis auf Reste im Bereich der südsibirischen Gebirge vernichtet, deren Wälder (und Mm) gleichzeitig in tiefere Lagen gedrängt wurden. Diesem Heranschieben der Taiga an die südsibirischen Gebirge wird u.a. das heute dort isolierte Vorkommen typischer Taigavögel wie Rauhfußkauz *Aegolius funereus*, Sperbereule *Surnia ulula* oder Dreizehenspecht *Picoides tridactylus* zugeschrieben (Voous 1962). Es dürfte daher auch die Mm der Taiga mit jenen dieser Gebirge in Kontakt gebracht haben.

Infolge des relativ beschränkten verbleibenden Waldareals verfügte wohl keine der beiden Restpopulationen über ein weites Hinterland mit einem grossen Reservoir an einsprachigen Vögeln. Zum andern hängt die Breite einer Mischzone nicht von der Grösse der beiden Teilareale ab. Theoretisch wächst also mit abnehmender Grösse des Gesamtareals der Anteil der Mischpopulation an der Gesamtpopulation, wodurch erstere mehr Einfluss erhält. Der in den Kontaktzonen entstehende Mischgesang dürfte daher gute Chancen gehabt haben, im Laufe des Jahrzehntausende dauernden Kontakts beider Restpopulationen zum Gemeingut der ganzen Refugialpopulation zu werden. Dies um so mehr, als die Gf bei der Mm nicht angeboren ist, sondern tradiert wird¹⁵ und sich daher im Gegensatz zu genetisch fixierten (z.B. morphologischen) Merkmalen auch über allfällige intraspezifische genetische Grenzen hinweg ausbreiten kann, soweit nicht andere, z.B. physikalische Schranken dies verhindern. Die-

se durch eiszeitbedingten Kontakt «zweisprachig» gewordene, also «sibirisch» singende Refugialpopulation war es dann, von welcher nach der letzten Eiszeit die Wiederbesiedlung der nördlichen Paläarktis bis Norwegen und Osteuropa ausging, wo sie in Polen/Ostpreussen auf die inzwischen aus SW-Europa bis dort vorgedrungenen Mm mit «normaler» Gf stiess. Ihr grosses Areal ist somit zwar, wie am Anfang erwähnt, keine Mischzone, aber von ihrem Ursprung her ist sie letztlich dennoch eine Mischpopulation, auch wenn dies äusserlich nicht erkennbar ist. Ob genetische Untersuchungen die hier postulierte intraspezifische Aufspaltung bestätigen oder widerlegen können, bleibt abzuwarten.

Damit setzt sich *Parus montanus* heute aus vier in ihrem Gesang und ihrer Geschichte verschiedenen Populationen zusammen. Die «sino-japanische» Gruppe ist die Ausgangspopulation und lebt ± im Entstehungsgebiet der Art. Die «alpin» singenden Mm sind Relikte einer ersten, die «normal» singenden solche einer zweiten interglazialen Ausbreitungswelle, und die variabel singenden Mm der euro-sibirischen Taiga stellen eine dritte, erst nacheiszeitliche und daher noch sehr grosse Ausbreitungspopulation dar.

In dieser historischen Entwicklung sehe ich die einleuchtendste Erklärung für die heutige Verbreitung der Gf. Sie deckt sich zumindest in den Grundzügen auch mit der Verbreitungsgeschichte anderer Waldvögel (Voous 1945, 1947, 1949, Voous & van Marle 1953). Demgegenüber scheint mir schwer vorstellbar, dass eiszeitliche Isolation gleich in jedem der vermuteten, ökologisch sicher sehr verschiedenegearteten Waldrefugien (SW-, S-, SE-Europa, Hokkaido und – falls dort einsprachige Mm leben – Kamtschatka) zur Populationsausdünnung und diese wiederum in jedem zum Verlust der «normalen» oder «alpinen» Komponente des variablen Gesangs geführt haben soll, wie Martens & Nazarenko (1993) die Existenz einsprachiger Populationen begründen. Zu Gesangsveränderungen durch Lernverlust kommt es nach Thielcke (1970, 1973) am ehesten bei der Neubesiedlung isolierter Areale, was grossenteils durch Jungvögel geschieht, bevor diese den Gesang ihrer Population ge-

¹⁵Nach Heckershoff (in Martens & Nazarenko 1993) besitzen junge Mm die genetische Anlage zur «normalen» wie zur «alpinen» Gf und passen sich dann dem Gesang der Population an (von der ursprünglichen, «sino-japanischen» Gf, welche eigentlich ebenfalls zu erwarten wäre, ist nichts erwähnt). Da sie also die «richtige», populationsgemässe Form zuerst von Altvögeln hören müssen, erfolgt die Weitergabe eben doch durch Tradition, im Gegensatz zu den verschiedenen Rufen, für die sie kein Vorbild zu hören brauchen.

lernt haben. Die erwähnten Refugien waren aber weder isoliertes Neuland, noch durch Jungvögel kolonisiert worden. Dort lebten Populationen mit normalem, gemischtem Altersaufbau, die mit dem Wald von der Eiszeit allmählich nach S verschoben worden waren. Und selbst wenn es in jedem Refugium ausdünnungsbedingt zur Unterbrechung der Gesangstradition gekommen sein sollte, ist schwer einzusehen, warum jeweils alle ♂ eines solchen die gleiche Gesangskomponente verloren hätten. Ich halte daher den einsprachigen Gesang für die ursprünglichere Form und den zweisprachigen, variablen («sibirischen») für eine Folge sekundären Kontakts einsprachiger Populationen.

Diese vorläufige Divergenz in der Interpretation der heute verfügbaren Gesangsdaten stellt deren Wert als Indizien früherer verbreitungsgeschichtlicher Vorgänge und als zwar nicht alleinige, aber wichtige Kriterien phylogenetischer Verwandtschaft keineswegs in Frage. Auch die molekularbiologische Forschung hat ja bis jetzt, wie die kritischen Artikel von Mayr & Bock (1994) und Eck (1994) vor Augen führen, nicht zuletzt auch bei den Paridae zu unterschiedlichen Ergebnissen (s. bei Gill et al. 1989) und Klassifikationen geführt und damit vorläufig eher Verwirrung statt Klarheit gebracht. Es ist daher sicher nicht überflüssig geworden, unbeirrt mit der bioakustischen «Bestandsaufnahme» in den bisher wenig oder gar nicht bearbeiteten Arealteilen von *Parus montanus* (vor allem in China!) fortzufahren, nicht zuletzt um endlich auch eine verlässliche Basis für den Vergleich mit der nordamerikanischen Graumeisen zu erhalten.

Nachwort

Widrige Umstände haben die letzten Ergänzungen des schon vor zwei Jahren praktisch fertiggestellten Manuskripts verhindert, so dass sich die Publikation stark verzögert hat. Einige Angaben und Aussagen, die seinerzeit dem «Handbuch» (Glutz von Blotzheim & Bauer 1993) zur Verfügung gestellt und dort erwähnt wurden, sind daher inzwischen schon anderswo (Martens, Ernst & Petri 1995) zitiert und diskutiert worden. Da ihre Arbeit ein Defini-

tionsproblem erkennen lässt, möchte ich noch darauf eingehen.

Die Autoren behandeln einen in China, Japan und im Altai oft vorkommenden Strophen-typ, bei dem die Elemente zwar wie bei der «alpinen» Gf frequenzkonstant und untereinander gleich hoch, jedoch abwechselnd kürzer und länger sind (Abb. 12, S. 19; Abb. 1 in der erwähnten Arbeit), als eine Variante der «alpinen» Gf («kurz-lang-kurz-lang-Variante»). Sie schreiben, «dass Alpin und Sino-japanisch nicht prinzipiell verschieden sind ... und Frequenzsprünge nur einen graduellen Unterschied darstellen». Die «sino-japanische» Gf unterscheidet sich jedoch von der «alpinen» nicht bloss durch Frequenzsprünge, welche – wie sich erst nach meiner Erstbeschreibung (Thönen 1970) gezeigt hat – auch fehlen können, sondern stets und unabhängig von solchen auch durch diese abwechselnde Länge der Elemente, wobei der Längenunterschied gross oder gering sein kann. Bei der «alpinen» Gf, wie sie bisher definiert war und klarheitshalber bleiben sollte, sind gewöhnlich alle Elemente gleich hoch, können aber im Strophenverlauf auch etwas absinken oder ansteigen (s. Thönen 1962: 116); rhythmisches Abwechseln wie bei der «sino-japanischen» Gf kommt jedoch nicht vor. Auch die Länge der Elemente bleibt, abgesehen von gelegentlich 2–3 hastig-kurzen am Strophenanfang, gleich oder ändert nur wenig und vor allem nie in rhythmischem Wechsel. Das Ausmass der Frequenzsprünge im «sino-japanischen» Gesang variiert stark; die Autoren stellten im Altai solche von 200 wie auch von 1360 Hz fest. Sprünge von weniger als 200 Hz dürften ebenfalls vorkommen, aber mit abnehmender Tonhöhe schwerer von Schwankungen «sprungloser» Strophen (Abb. 12) zu trennen sein. «Kurz-lang-kurz-lang»-Strophen aus gleichhohen Elementen stellen somit einfach das untere Extrem («Stufe null») in der Frequenzsprung-Skala der «sino-japanischen» Gf dar und sind nicht eine Variante der «alpinen» Gf. Das zeigt auch ihre Verbreitung, die wie bei der Frequenzsprung-Variante auf China, Japan und den Altai beschränkt ist. Dass letztere für *affinis* noch nicht nachgewiesen ist und für *stoetzeri* von den Autoren angezweifelt wird, dürfte primär an der Spärlichkeit des

Beobachtungsmaterials liegen, wie der Fall von *stoetzneri* zeigt. Aufgrund der trefflichen, sowohl die Frequenzsprünge wie den hüpfenden Rhythmus wiedergebenden Beschreibung Weigolds (1935) (S. 9), die bis vor kurzer Zeit die einzige verfügbare Gesangsangabe aus China überhaupt war, trug ich für diese Rasse auf der Karte (Abb. 9) die «sino-japanische» Gf ein. Die Autoren ihrerseits besitzen Tonaufnahmen von einem ♂, das «alpin» sang, und geben daher für *stoetzneri* nur diese Gf an (Abb. 6 in ihrer Arbeit). Systematischere Untersuchungen sind deshalb für alle chinesischen Rassen eine Voraussetzung für die Beurteilung der dortigen Gesangsverhältnisse.

Ich gehe mit den Autoren einig, dass die beiden Gf sehr eng verwandt sind und sich vermutlich aus- oder nebeneinander entwickelt haben (s. Kap. 6), und dass auch die Pfeifgesänge der amerikanischen Chickadees aus dieser Wurzel hervorgegangen sind. Wenn wir aber die «alpine» und «sino-japanische» Gf ineinander fließen lassen, verwischen wir interessante Spuren. Es ist immerhin bemerkenswert, dass die «alpin» singenden Mm Hokkaidos und Kamtschatkas im Test nicht auf «sino-japanischen» Gesang aus Japan reagierten, während europäische Alpenmeisen den Gesang aus Kamtschatka «verstanden», ihr eigener Gesang aber in einer nur «sino-japanisch» singenden Population im Altai keine Reaktion auslöste. Diese Befunde bedürfen selbstverständlich noch der Ergänzung durch weitere Tests, vor allem mit «kurz-lang-kurz-lang»-Varianten konstanter Tonhöhe. Erst dann wird man die Bedeutung der Gesangsunterschiede als mögliche Faktoren intraspezifischer Evolution richtig beurteilen können.

Mit der Klärung der Frage nach dem Gesang in Kamtschatka ist endlich eine lange beklagte Lücke (Thönen 1970 und Kap. 4) ausgefüllt. Dass diese Mm «alpin» singen, bildet eine weitere Stütze meiner Hypothese, wonach die nur «alpin» singenden Mm der Alpen, Karpaten, Hokkaidos und nun also auch Kamtschatkas Relikte einer zwischeneiszeitlich in der nördlichen Paläarktis verbreitet gewesenen Population mit dieser Gf sind. Denn nebst ihrem Gesang stimmen sie auch darin überein, dass sie in einstigen Eiszeitrefugien (Kamtschatka,

Hokkaido) oder in den von solchen aus wiederbesiedelten Gebirgen (Alpen, Karpaten) leben. Diese zweifache Übereinstimmung kann kaum ein Zufall sein. Die Ansicht der Autoren, Alpingesang habe sich in verschiedenen Zeiten und Gebieten unabhängig etabliert und seine Träger seien daher innerhalb der Art nicht enger verwandt, impliziert, dass er ausserhalb von China, dem vermutlichen Ursprungsgebiet, ausgerechnet nur in diesen vier Populationen mit ähnlicher eiszeitlicher Vergangenheit zum Durchbruch kam. Einen solchen Zufall halte ich für wenig wahrscheinlich. Auch der Hinweis auf die morphologischen Verhältnisse, d.h. die Zugehörigkeit zu ganz verschiedenen Subspeziesgruppen, ist kein überzeugendes Argument gegen ihre engere Verwandtschaft. Im Gegensatz zum äusserst formkonstanten Gesang reagieren bei *Parus montanus* Grösse und Färbung, die Hauptkriterien des Systematikers, sensibel auf Klimaeinflüsse und neigen dementsprechend stark zu geographischer Variation. So hat die europäische Flachlandpopulation schon in der relativ kurzen Zeit seit ihrer postglazialen Wiederausbreitung drei gut unterscheidbare Rassen (*kleinschmidti*, *rhenanus*, *salicarius*) nebst subtileren Lokalformen entwickelt, singt aber noch überall «normal». Auch bei *Parus atricapillus* in Nordamerika haben sich seit der Einwanderung aus Eurasien neun Subspezies (Smith 1991) entwickelt, die jedoch mit Ausnahme des Spezialfalles *turneri* (Kap. 5.8.) ein und denselben Gesang besitzen. Ich habe daher gegenüber der Ansicht, die morphologischen Merkmale seien bei *Parus montanus* ein zuverlässigeres Kriterium intraspezifischer Evolutionsvorgänge und Verwandtschaftsverhältnisse als der Gesang, erhebliche Zweifel. Sie sollte jedenfalls kein Tabu sein, das uns von der Verfolgung anderer Spuren abhält. Ich finde es aber richtig und wichtig, dass das Mönchsmeisen-Problem auf so verschiedenen Wegen wie Biometrie (Eck 1980), Molekulargenetik (Gill et al. 1989) und Bioakustik (Martens et al. 1993, 1995, Thönen 1962, 1970 und vorliegende Arbeit) angegangen wird. Die vorläufig divergierenden Ergebnisse können nur Ansporn zum Weiterforschen sein.

Dank. Folgenden Instituten und Personen danke ich für die Überlassung von Tondokumenten und die Erlaubnis, davon Sonogramme hier zu veröffentlichen: Borror Laboratory of Bioacoustics, Ohio State University, Columbus OH (USA); Library of Natural Sounds, Cornell University, Ithaca N.Y. (USA); den Herren T. Kabaya, Tokyo (Japan), H. Nickel, Göttingen (D), D.-J. Pernin, St-Germain-du-Plain (F), Dr. L. Sasvari, Budapest (H), und H. Weiss, Wien (A). Die Sonogramme konnte ich am Ethologischen Institut der Universität Bern (Prof. Dr. P. Ingold, Dr. P. Enggist) herstellen lassen. Die Schweizerische Vogelwarte in Sempach (damaliger Leiter Dr. A. Schifferli) hat meine Arbeit immer wieder unterstützt und mir spontan Kostenbeiträge an zwei Auslandsreisen gewährt, und ihr Bibliothekar R. Lévêque erfüllte mit Geduld meine vielen Literaturwünsche. Von Prof. Dr. U. N. Glutz von Blotzheim, Schwyz, erhielt ich Gesangsbefunde und viele nützliche Hinweise. Mit Prof. Dr. J. Martens, Mainz (D) hatte ich eine interessante Diskussion, und er teilte mir eine ebenso nützliche wie warnende Gesangsfeststellung aus dem Tien Shan mit. Die Herren Prof. Dr. H.-H. Bergmann, Osnabrück (D), und Dr. H.-W. Helb, Kaiserslautern (D), teilten mir durch Sonogramme belegte Gesangsbefunde aus Ostpolen mit, und Herr St. Ernst, Klingenthal (D) berichtete mir über seine Feststellungen im Altai. Herr Prof. Dr. Y. Fujimaki erschloss mir japanische Literatur. Ganz besonderen Dank schulde ich Herrn S. Eck, Dresden (D), der nicht nur durch eigene Nachforschungen und Publikationen wesentlich zur heutigen Kenntnis der Gesangsverhältnisse in Osteuropa beigetragen, sondern mir in unserem überaus anregenden Briefwechsel viele wertvolle Denkanstöße vermittelt hat. Last but not least möchte ich dem Redaktor, Herrn Dr. C. Marti, Sempach, für die kritische Bearbeitung des Manuskripts danken, ebenso wie Herrn Dr. E. Sutter, Basel.

Zusammenfassung, Summary

Anhand von nach der ersten Arbeit zu diesem Thema (Thönen 1962) gesammelten Gesangsbefunden aus dem ganzen Artareal wird die Verbreitung der geographischen Gesangsformen (Gf) von *Parus montanus* («normal», «alpin», «sino-japanisch» und variabel oder «sibirisch») umschrieben und diskutiert.

Die «normale» Gf ist in den west- und mitteleuropäischen Ebenen und Mittelgebirgen (ohne Skandinavien), die «alpine» in den Alpen, Karpaten und auf Hokkaido, die «sino-japanische» in China und Japan (ohne Hokkaido) und der variable Gesang in der ganzen Taigazone vom Beringmeer und Sachalin bis Norwegen und Polen sowie in den Kontaktzonen zwischen «alpinen» und «normalen» Gf verbreitet.

Die Mönchsmeisen (Mm) des ganzen Juragebirges singen «normal». Das spricht gegen ihre bisherige Zuordnung zur Alpenrasse *montanus* und gibt jenen Autoren recht, welche sie von ihr trennten. Es wird vorgeschlagen, sie – vorläufig mit Ausnahme der südlichsten Jura-Ausläufer, wo Mischlinge *montanus* ×

rhenanus möglich sind – der Rasse *salicarius* zuzuordnen.

Der Hinweis von Bailly (1854) auf die Existenz einer kleineren «Rasse» in mittleren Höhenlagen Savoyens (SE-Frankreich) beruhte nicht, wie ihm später vorgeworfen wurde, auf falscher Interpretation der individuellen Grössenvariation innerhalb der Rasse *montanus*, sondern wird jetzt auch durch die Gesangsbefunde gestützt: östlich des Isère-Tals singen die Mm «alpin», westlich davon «normal» oder (im oberen Teil) «zweisprachig» (variabel).

Die Mm der Rhodopen (Bulgarien) singen «normal», sind also nicht identisch mit der «alpin» singenden Karpatenform *transsylvanicus*, zu der sie heute gezählt werden. Das stützt die Ansicht früherer Autoren, welche ihr eigenen Rassenstatus (*rhodopeus*) zuerkannten.

Die Vögel des Tien Shan (Kasachstan) sind nach Gesang, Rufen, Nistweise und Verhalten echte Mönchsmeisen und somit *Parus montanus songarus* Severtzov 1872 zu nennen. Die Mm auf Hokkaido singen die (auch zum Spektrum des «sibirischen» Gesangs gehörende) «alpine» Gf, diejenigen im übrigen Japan die «sino-japanische». Erstere sind offenbar aus Sibirien (über Sachalin), letztere aus China (über Korea) eingewandert, als das Meeresniveau tiefer lag als heute.

Die Mm Sachalins singen variabel wie in Sibirien. Da die Insel in der letzten Eiszeit kaum für Waldvögel bewohnbar war, sind sie wohl erst postglazial vom Kontinent hinübergelant. Hokkaido war schon nicht mehr erreichbar, da die Landverbindung dieser Insel mit Sachalin früher überflutet wurde. Die Mm Hokkaidos müssen also schon vor der letzten Eiszeit dort gelebt haben.

Bei der nahverwandten nearktischen Art *Parus atricapillus* weicht der Gesang der Alaska-Rasse *P. a. turneri* von jenem der andern Rassen ab und ähnelt der «alpinen» Gf der Mm. Mischverdächtiger Gesang und starke Grössenvariation in einem ans Areal von *turneri* grenzenden Gebiet deuten auf mögliche sekundäre Intergradation hin, was die Vermutung stützt, *turneri* sei später aus NE-Asien in die Nearktis gelangt als die übrigen Populationen.

Hypothese zur Entstehung des heutigen Gesangsverbreitungsbildes von *P. montanus*: Entwicklung der Art in Ostasien, älteste Gf somit die «sino-japanische». Die Mm mit «alpinen» Gf sind Relikte einer ersten interglazialen Expansionswelle, die von der nachfolgenden Eiszeit bis auf Reste in Waldrefugien südlich der Alpen, Karpaten, im Bereich der südsibirischen Randgebirge sowie auf Hokkaido ausgelöscht wurde. Die «normal» singenden Mm stammen von einer zweiten «Welle», die im letzten Interglazial nach W vordrang. Auch sie wurde dann bis auf Restpopulationen in SW- und SE-Europa sowie in S-Sibirien vernichtet, von denen sich die SW-europäische postglazial wieder bis Osteuropa ausbreitete. Die variabel singenden Mm der paläarktischen Taiga stellen eine dritte, erst postglaziale und daher noch sehr grosse Ausbreitungs-«Generation» dar. Ihr Gesang entstand durch sekundäre Intergradation, als im Würmglazial

die Reste der Taigapopulation im südsibirischen Waldrefugium mit den aus den dortigen Gebirgen hinabgedrängten Mm der ersten «Generation» zusammenkamen. Der beim Kontakt entstehende Mischgesang konnte sich im relativ begrenzten Restareal im Lauf der Jahrzehntausende über die ganze Refugialpopulation ausbreiten. Diese war es dann, von der die postglaziale Wiederbesiedlung der eurasischen Taiga ihren Ausgang nahm.

On the geographical variation in the song of *Parus montanus*

Based on new data collected since his first paper on this subject (Thönen 1962), the author presents a survey and interpretation of the parapatric distribution of the three song types (ST) of the Willow tit («normal», «alpine», «sino-japanese») and of the mixed or variable song («normal», «alpine» and intermediate variants sung by the same ♂). Doubts expressed by some authors as to the parapatry of the «normal» and «alpine» ST in Europe are disproved and an earlier statement by the author about the song in Scandinavia rectified.

The «normal» ST is spread over the European distribution area except the Alps, Carpathians and Scandinavia, reaches western but not eastern Poland and occurs also, isolated by populations with «alpine» song, in the southern Balkans. – The «alpine» ST covers the entire mountain range from the SW end of the Alps through Austria and the Tatra Mts. to the Transylvanian Alps (S Carpathians). An isolated population with this ST exists on the island of Hokkaido (Japan). – The mixed (variable) song covers the Eurasian taiga belt from the Bering Sea and Sakhalin to Norway and E Poland, but is also found in narrow zones of contact between the «normal» and «alpine» ST in Europe. – The pattern and boundaries of these areas are the basis of the author's conclusions about some nomenclaturally disputed populations and the distribution history of the species.

The birds of the Jura sing the «normal» ST and hereby differ from nominate *P. m. montanus* of the Alps, to which they are usually ascribed. This supports the view of those earlier authors who separated them from the latter subspecies on morphological grounds. Hence it seems best to integrate them in *salicarius* which they resemble most.

Baillly's (1854) mention of a smaller «race» found in the medium altitudes of Savoie (SE France) was not, as some critics saw it, a misinterpretation of the size variation in the alpine *P. m. montanus*. The region he referred to is the zone of contact between the large *montanus* («alpine» ST) and the small *rhenanus* («normal» ST), where birds with intermediate characters can be no surprise. His specimens came from the W side of the Isère valley where the birds sing the «normal» ST. Obviously it is not Baillly who was wrong but those authors who indiscriminately attributed all Willow Tits of Savoie to *P. m. montanus*.

The birds of the Rhodope Mts. (S Bulgaria) sing the «normal» ST and thus differ from *transylvanicus* of the Carpathians in which subspecies they are integrated today. Here again the song data support earlier authors who separated them from the latter as *P. m. rhodopeus*. The tits in S Ex-Yugoslavia too sing the «normal» ST, whereas those in W Bulgaria are mixed singers. The song in this part of Europe clearly needs further investigation.

The song, calls, nesting and general behaviour of the Tien Shan (Kasachstan) birds, whose systematic status is still disputed, qualify them as true Willow Tits, consequently to be called *Parus montanus songarus* Severtzov 1872. They belong to the Euro-Siberian song population («normal»/«alpine»/variable song).

In Japan, the birds of Hokkaido sing the «alpine», those of the other islands the «sino-japanese» ST. This suggests that Hokkaido has been colonized from the Siberian mainland via Sakhalin, when both islands were connected with each other and the mainland due to a lower sea level, whereas the rest of Japan received its Willow Tits from China when analogous conditions provided a land connection with Korea. This interpretation is consistent with the important role of the Tsugaru Strait between Hokkaido and Hondo as a faunal borderline (Blakiston's Line) separating many Siberian and Chinese elements. Since Hokkaido can hardly have been colonized postglacially, because its land connection with Sakhalin was submerged earlier than the one between this island and the mainland, Willow Tits must already have inhabited Hokkaido in the last interglacial period. This suggests that they might be a relic of the same interglacial population with «alpine» song as the birds of the Alps and Carpathians.

The birds on Sakhalin have the same (variable) song as those in Siberia. Since this island was probably devoid of forests during the last glaciation, they can be considered to be postglacial invaders.

In the closely related nearctic *Parus atricapillus*, the Alaskan subspecies *turneri* differs in its song from the rest of the species and resembles in this respect the populations of *P. montanus* with «alpine» song. Striking variation in size and a song which shows characters of both the *turneri* and the «standard» song of *atricapillus* are reported from regions adjoining the area of *turneri*, suggesting a possible zone of secondary contact. Should this be confirmed, this would indicate that *turneri* has probably arrived later in the Nearctic than the rest of its species. This in turn could mean that there exists a close historical relation with the birds of the Alps, Carpathians and Hokkaido, similar to the presumed relation between the Ground Squirrels *Citellus parryi* of N-America and *C. undulatus* of central Asia described in literature.

The distribution pattern of the ST is interpreted as follows: Since *P. montanus* is supposed to have evolved in eastern Asia, the sino-japanese ST is probably its oldest song. The «normal» and «alpine» ST later evolved out of this one. Their present areas are relics of two waves of colonization which occurred in the

wo last interglacial periods, first by birds with «alpine» ST. The mixed or variable song is, despite its widest distribution, not an original ST but the result of a long secondary contact between the two former song populations.

The Riss glaciation almost wiped out the birds of the first colonization wave («alpine» ST), leaving survivors only in the forest refuges S of the Alps and the Carpathians, at the base of the S Siberian mountain ranges and on Hokkaido. When the climate improved in the last interglacial, these birds followed the forests which retreated to the higher, cooler zones of these mountains. At the same time, a second wave of Willow Tits which had developed the «normal» ST spread over the plains of Siberia and Europe. The northern Palearctic was now inhabited by birds with «alpine» song in the mountains and with «normal» song in the plains, just as it is the case today in Europe.

The last glaciation had very different effects in Siberia and Europe. Here, the mountain birds were pushed down to forest refuges S of the Alps and Carpathians, whereas remnants of the lowland form survived in separate forest refuges in SW and SE Europe. With the end of the last glaciation the mountain birds returned to their former habitat. Those of the SW European refuge were able to repopulate W and E Europe as far as Poland, where their advance was halted by the birds of the postglacial, third wave of colonists pushing W from Siberia. The birds of the SE European refuge have apparently not succeeded to expand considerably.

In Siberia, the last glaciation had opposite effects: instead of splitting the surviving populations into several refuges it brought them together. The taiga population («normal» ST) was moved southward to the base of the S Siberian mountain ranges whose birds were in turn pushed down to the same remaining forests. This southward displacement of the taiga – which is also considered to be the cause of the present existence of typical taiga birds in these southern mountains – has led to a long-lasting contact between the remnants of both song populations. As in the European zones of (though postglacial) contact, the result was a «bilingual», that is variable or mixed song which in this relatively restricted forest area finally became the common song. It is with the postglacial expansion of this refuge population with the taiga that the variable song has attained its present distribution.

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.
- AUSTIN, O. L., jr. & N. KURODA (1953): The Birds of Japan, their Status and Distribution. Bull. Mus. comp. Zool. 109: 279–637.
- BAGG, A. M. (1958): A variant form of the chickadee's «fee-bee» call. Massachusetts Audubon 43: 9.
- BAILLY, J.-B. (1854): Ornithologie de la Savoie, vol. 3. Chambéry.
- BANGS, O. & J. L. PETERS (1928): Birds collected by Dr. Joseph F. Rock in Western Kansu and Eastern Tibet. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College 68(7): 313–381.
- BENT, A. C. (1946): Life histories of North American jays, crows and titmice. U.S. Natl. Mus. Bull. 191.
- BERGMANN, H.-H. & H.-W. HELB (1982): Stimmen der Vögel Europas. München, Wien, Zürich.
- BRAZIL, M. A. (1991): The Birds of Japan. London.
- BREWER, R. (1963): Ecological and reproductive relationships of Black-capped and Carolina Chickadees. Auk 80: 9–47.
- BRICHETTI, P. (1976): Atlante Ornitologico Italiano. Vol. II. Brescia.
- BROOKS, A. & H. S. SWARTH (1925): A Distributional List of the Birds of British Columbia. Contr. 423 Mus. Vertebr. Zool. Univ. of Calif., Berkeley.
- BURG, G. VON (1925): Die Sumpf- und Weidenmeisen. Tierwelt 1925.
- CARERE, C., E. COLTELLACCI, F. FRATICELLI, U. RUVOLO & A. SORACE (1987): La Cincia bigia alpreste, *Parus montanus*, sui monti Simbruini (Lazio-Abruzzo). Riv. Ital. Orn. 57: 258–259.
- CHENG, T.-H. (1987): A Synopsis of the Avifauna of China. Peking, Hamburg, Berlin.
- CRAMP, S. et al. (1985): The Birds of the Western Palearctic, Vol. IV. Oxford.
- DEMENTIEV, G. P. & N. A. GLADKOW (1954): Ptizy Sowjetskogo Sojuza, Vol. V. Moskau (engl. Übers.: Birds of the Soviet Union. Jerusalem, Washington, 1970).
- DESFAYES, M. (1963): An observation on the Song of the Blackcapped Chickadee. Condor 66: 438–439.
- DORKA, V. (1977): Beobachtungsnotizen zur Nahrungssuche und zum Gesangsverhalten von Mönchsmeisen *Parus montanus* in slowenisch-kroatischen Gebirgen. Anz. orn. Ges. Bayern 16: 133–140.
- DUVALL, A. J. (1945): Distribution and Taxonomy of the Blackcapped Chickadees of North America. Auk 62: 49–69.
- ECK, S. (1979): Geographischer Parallelismus und intraspezifische Gruppenbildungen bei Nonnenmeisen (*Parus palustris*) und palaearktischen Weidenmeisen (*P. atricapillus*). Orn. Jber. Mus. Heineanum 4: 19–37. – (1980): Intraspezifische Evolution bei Graumeisen (Aves, Paridae: *Parus*, Subgenus *Poecile*). Zool. Abh. Mus. Tierkde Dresden 36: 135–219. – (1987): Zum Gesang der Weidenmeise (*Parus atricapillus*) des Böhmerwaldes (Sumava, CSSR). Faun. Abh. Mus. Tierkde Dresden 14: 161–162. – (1990): Alpenmeisen in der CSR und in Polen. Falke 37: 87–91. – (1994): Ist die bisherige Systematik der Graumeisen (*Parus*, Subgenus *Poecile*) nach über 160 Jahren am Ende? Anz. Ver. Thüring. Orn. 2: 109–115.
- ECK, S. & B. GEIDEL (1977): Alpenmeisen in den Belianske Tatry. Orn. Jber. Mus. Heineanum 2: 19–22.
- ENGELMANN, W.-E., J. FRITZSCHE, R. GÜNTHER & F. OBST (1993): Lurche und Kriechtiere Europas. 2.

- Aufl., Radebeul.
- ERARD, C. & M. SALOMON (1985): Reproduction du Gobe-mouches noir (*Ficedula hypoleuca*) et de la Mésange boréale (*Parus montanus*) au pays basque. *Alauda* 53: 65–67.
- ERNST, S. (1991): Über den Gesang der Weidenmeise *Parus montanus* im östlichen Altai. *Monticola* 6: 178–182.
- ETCHÉCOPAR, R. D. & F. HÜE (1982): Les Oiseaux de Chine, de Mongolie et de la Corée; Passereaux. Paapeete, Tahiti.
- FAVRE, J. & A. JEANNET (1934): Geologischer Führer der Schweiz, Fasc. 1: 42–56.
- FLEROW, C. C. (1967): On the Origin of the Mammalian Fauna of Canada. In: D. M. HOPKINS (ed.): *The Bering Land Bridge*. Stanford.
- FLINT, V. E., R. L. BOEHME, Y. V. KOSTIN & A. A. KUZNETSOV (1984): *A Field Guide to Birds of the USSR*. Princeton.
- FRANK, F. (1938): Pigmentanalytische Untersuchungen am Rassenkreis *Parus atricapillus* L. *Acta 9th Int. orn. Congr. Rouen*: 161–175.
- FRENZEL, B. (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. Wiesbaden.
- GABRIELSON, I. A. & S. G. JEWETT (1970): *Birds of the Pacific Northwest*. New York.
- GILL, F. B., D. H. FUNK & B. SCHOCRIN (1989): Protein relationships among titmice (*Parus*). *Wilson Bull.* 101: 182–197.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1991): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 12. Wiesbaden. – (1993): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 13. Wiesbaden.
- GUGG, C. (1956): Zur sommerlichen Avifauna der südlichen Abruzzen. *J. Orn.* 97: 202–203.
- HAFTORN, S. (1973): Lappmeisa *Parus cinctus* i hekketiden: forplantning, stemmeregister og hamstring av naering. *Sterna* 12: 91–155.
- HAILMAN, J. P. (1989): The Organization of major Vocalizations in the Paridae. *Wilson Bull.* 101: 305–343.
- HARRISON, J. M. & P. PATEFF (1937): An Ornithological Survey of Thrace, the Islands of Samothraki, Thasos and Thasopulo in the North Aegean, and Observations in the Struma Valley and the Rhodope Mountains, Bulgaria. *Ibis* 14: 582–625.
- HARTERT, E. (1910): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Bd. I. Berlin.
- HARTERT, E. & G. STEINBACHER (1932–1938): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Ergänzungsband. Berlin.
- HEPTNER, V. G. & N. P. NAUMOV (1980): Die Säugtiere der Sowjetunion, Bd. 3. Jena.
- HÖLZINGER, J., G. KNÖTZSCH, B. KROYMANN & K. WESTERMANN (1970): Die Vögel Baden-Württembergs – eine Übersicht. *Anz. orn. Ges. Bayern* 9 (Sonderheft): 1–175.
- HOPKINS, D. M. (1967): The Cenozoic History of Beringia – a Synthesis. In: D. M. HOPKINS (ed.): *The Bering Land Bridge*. Stanford.
- HORTLING, I. (1921): *Parus borealis* Selys. *Orn. Mber.* 29: 57–60.
- HOWARD, R. & A. MOORE (1980): *A complete checklist of the birds of the world*. Oxford.
- HUDEEC, K. (1993): Song-types of the Willow Tit (*Parus montanus*) in the Czech and Slovak Republics. *Sylvia* 29: 69–71.
- JAHN, H. (1942): Zur Ökologie und Biologie der Vögel Japans. *J. Orn.* 90: 5–302.
- JORDANS, A. VON (1940): Ein Beitrag zur Kenntnis der Vogelwelt Bulgariens. *Mitt. Königl. Naturwiss. Inst. Sofia* XIII: 49–152.
- JOUARD, H. (1936): Révision systématique des formes eurasiatiques et spécialement alpêtres de *Parus atricapillus*, avec un aperçu de ses formes «chinoises», «japonaises» et «américaines». *Alauda* 8: 342–471. – (1941): Plasticité de la Mésange boréale. *Arch. Orn.* 1: 511–534.
- KLEINSCHMIDT, O. (1897): Die paläarktischen Sumpfmeyen. *Orn. Jahrb.* 8: 45–103.
- KNIPRATH, E. (1967): Untersuchungen zur Variation der Rückenfärbung der beiden Meisen *Parus montanus* und *Parus palustris*. *J. Orn.* 108: 1–46.
- KOHL, S. & L. SASVÁRI (1981): Mugurarul rosu (*Carpodacus erythrinus* Pall.) in Romania. *Anuarul Marmatia* 1981: 115–119.
- KÖNIGSTEDT, D. (1983): Über den Gesang der Weidenmeisen (*Parus montanus*) in der West-Tatra (Západné Tatry). *Beitr. Vogelkde* 29: 176–177.
- KOWSCHAR, A. F. (1976): On Ecology of Dzhungarian Tit. *Vestn. Zool. Kiev* 1976: 34–39. (russ.)
- KURODA, N. (1975): *Check-List of Japanese Birds*. Tokyo.
- LATTIN, G. DE (1967): *Grundriss der Zoogeographie*. Jena.
- LEBRETON, P. (1977): *Atlas ornithologique Rhône-Alpes*. Lyon.
- LUDESCHER, F.-B. (1973): Sumpfmeyse (*Parus p. palustris* L.) und Weidenmeise (*P. montanus salicarius* Br.) als sympatrische Zwillingsarten. *J. Orn.* 114: 3–56.
- MARTENS, J., S. ERNST & B. PETRI (1995): Reviergesänge ostasiatischer Weidenmeisen *Parus montanus* und ihre mikroevolutive Ableitung. *J. Orn.* 136: 367–388.
- MARTENS, J. & C. MEINCKE (1989): Der sibirische Zilpzalp (*Phylloscopus collybita tristis*): Gesang und Reaktion einer mitteleuropäischen Population im Freilandversuch. *J. Orn.* 130: 455–473.
- MARTENS, J. & A. A. NAZARENKO (1993): Microevolution of eastern palaeartic Grey tits as indicated by their vocalizations (*Parus [Poecile]: Paridae, Aves*) I. *Parus montanus*. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 31: 127–143.
- MASCH, R. (1991): Zum Status der Weidenmeise im Harz. *Abh. Ber. Mus. Halberstadt* 1 (5): 1–28.
- MAYR, E. (1946): History of the North American bird fauna. *Wilson Bull.* 58: 3–41. – (1956): *Gesang und Systematik*. *Beitr. Vogelkde* 5: 112–117. – (1963): *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Mass.
- MAYR, E. & W. J. BOCK (1994): Provisional classification v standard avian sequences: heuristics and communication in ornithology. *Ibis* 136: 12–18.
- MCLAREN, M. A. (1976): Vocalizations of the Boreal

- Chickadee. Auk 93: 451–463.
- MÜLLER, A. K. (1963): Über den Gesang der Weidenmeise. Anz. orn. Ges. Bayern 6: 541–545.
- MÜLLER, P. (1977): Tiergeographie. Stuttgart.
- NIKOLSKI, A. A. & D. WALLSCHLÄGER (1982): On the specific status of holarctic long-tailed squirrels; a bioacoustical study. *Experientia* 38: 808–809.
- ONO, Y. (1990): The Northern Landbridge of Japan. *Quaternary Research* 29: 183–192.
- ONO, Y. & Y. IGARASHI (1991): The natural history of Hokkaido – Trips through forests of glacial age. Sapporo.
- OSHIMA, K. (1990): The History of Straits around the Japanese Islands in the Late-Quaternary. *Quaternary Research* 29: 193–208.
- PETERS, J. L. (1967): Checklist of birds of the world, 12. Mus. Comp. Zool. Cambridge, Mass.
- PORTENKO, L. A. (1939): Die Fauna des Anadyr-Gebietes; Vögel I. Leningrad. (russ.)
- REINIG, W. F. (1950): Chorologische Voraussetzungen für die Analyse von Formenkreisen. In: A. VON JORDANS & F. PEUS: *Syllogomena Biologica*. Leipzig und Wittenberg.
- ROMANOWSKI, E. (1978): Der Gesang von Sumpf- und Weidenmeise (*Parus palustris* und *Parus montanus*) – Variation und Funktion. *Vogelwarte* 29: 235–253.
- SAARI, L., E. PULLIAINEN, O. HILDÉN, A. JÄRVINEN & I. MÄRKISALO (1994): Breeding biology of the Siberian Tit *Parus cinctus* in Finland. *J. Orn.* 135: 549–575.
- SALOMONSEN, F. (1970): Zoogeographical and ecological problems in arctic birds. *Proc. 15th Int. orn. Congr., Den Haag*: 25–77.
- SCHUBERT, W. (1973): Zur Verbreitung einiger Brutvögel im bayerischen Allgäu. *Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben* 77: 6–15.
- SCHWIND, M. (1967): Das japanische Inselreich, Bd. 1. Berlin.
- SHACKLETON, N. J. (1987): Oxygen Isotopes, Ice Volume and Sea Level. *Quaternary Science Review* 6: 183–190.
- SIBLEY, C. G. (1961): Hybridization and Isolating Mechanisms. In: W. F. BLAIR: *Vertebrate speciation*. Austin, Texas.
- SMITH, S. M. (1991): The Black-capped Chickadee. Behavioral ecology and natural history. Ithaca, N.Y.
- SMITH, S. T. (1972): Communication and other social behavior in *Parus carolinensis*. Cambridge, Mass.
- SNOW, D. W. (1956): The specific status of the Willow Tit. *Bull. Brit. Orn. Cl.* 76: 29–31. – (1957): Supplementary Notes (zu: C. VAURIE: Systematic Notes on Palearctic Birds, No. 27 Paridae.) *Amer. Mus. Nov.* No. 1852: 36–43.
- SONOBE, K. et al. (1988): A Field Guide to the Birds of Japan. 5. Aufl. Tokyo.
- STEPANYAN, L. S. (1982): Reproductive Isolation of Populations and the Criterion of Species in Birds. *Orn. Studies in the USSR* 1: 5–23. – (1990): Conspectus of the ornithological fauna of the USSR. Zitiert in: S. MADGE (1991): Splitting and lumping in the Soviet Union. *Birding World* 4: 401–404.
- STRESEMANN, E. & H. SACHTLEBEN (1920): Über die europäischen Mattkopfmeyen (Gruppe *Parus atricapillus*). *Verh. orn. Ges. Bayern* 14: 228–269.
- STRESEMANN, E., W. MEISE & N. SCHÖNWETTER (1937): *Aves Beickianae*. *J. Orn.* 85: 375–576.
- STUDER, T. & V. FATIO (1907): Katalog der Schweizerischen Vögel. 4. Liefg. Bern.
- SVENSSON, L. (1984): Soviet Birds. Begleittext zu Tonkassette LSKB 1 – (1987): More about *Phylloscopus* taxonomy. *Brit. Birds* 80: 580–581.
- THIELCKE, G. (1970): Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. *Z. Zool. Syst. u. Evolutionsforschung* 8: 309–320. – (1973): Uniformierung des Gesanges der Tannenmeise (*Parus ater*) durch Lernen. *J. Orn.* 114: 443–454.
- THIELCKE, G. & K. E. LINSENMAIR (1963): Zur geographischen Variation des Gesanges des Zilpzalps, *Phylloscopus collybita*, in Mittel- und Südwesteuropa mit einem Vergleich des Gesanges des Fitis, *Phylloscopus trochilus*. *J. Orn.* 104: 372–402.
- THÖNEN, W. (1962): Stimmgeographische, ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über die Mönchsmeise (*Parus montanus* Conrad). *Orn. Beob.* 59: 101–172. – (1970): *Parus montanus* and *Parus atricapillus*: song variation and systematics. *Proc. 15th Int. orn. Congr., Den Haag*: 696.
- THÖNEN, W. & Y. FUJIMAKI (1995): Song divergence in the Japanese Willow Tit. *Res. Bull. Obihiro Univ.* 19: 171–177.
- VAURIE, C. (1957): Systematic notes on Palearctic birds, No. 27 Paridae: the Genera *Parus* and *Sylviparus*. *Amer. Mus. Nov.* No. 1852: 1–35. – (1959): The birds of the Palearctic fauna. Passeriformes. London. – (1965): idem, Non Passeriformes;
- VOOUS, K. H. (1945): On the distribution of *Garrulus glandarius brandti* Eversmann. *Limosa* 18: 11–22. – (1947): On the history of the distribution of the genus *Dendrocopos*. *Limosa* 20: 1–142. – (1949): the distributional history of eurasian Bullfinches, genus *Pyrrhula*. *Condor* 51: 52–81. – (1959): Über die Herkunft der subalpinen Nadelwaldvögel Mitteleuropas. *Orn. Beob.* 57: 27–36. – (1960): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Hamburg und Berlin (deutsche Ausgabe 1962). – (1980): List of Recent Holarctic Bird Species. *Ibis* 115: 612–638 und 119: 223–250, 376–406.
- VOOUS, K. H. & J. G. VAN MARLE (1953): The distributional history of the Nuthatch, *Sitta europaea* L. *Ardea* 41: 1–68.
- WEIGOLD, H. (1935): Als Ornithologe in Jehol. *J. Orn.* 83: 1–94.
- WITHERBY, H. F., F. C. R. JOURDAIN, N. F. TICEHURST & B. W. TUCKER (1940): *The Handbook of British Birds*, vol. 1. London.
- WODNER, D. (1980): Die Weidenmeise (*Parus montanus*) auf dem Eichsfeld – Vergleich zur Sumpfmeyse (*Parus palustris*). *Beitr. Vogelkde* 26: 179–198.

Manuskript eingegangen 6. April 1994

Überarbeitete Fassung angenommen 17. August 1995